B. ABRAITIS

ŽMOGAUS EMBRIOLOGIJA

Prof. med. m. dr. B. ABRAITIS

ŽMOGAUS EMBRIOLOGIJA

Lietuvos TSR Ministrų Tarybos
Valstybinio aukštojo
ir specialiojo vidurinio mokslo komiteto
leista naudoti vadovėliu
respublikos aukštosiose medicinos mokyklose

VALSTYBINĖ
POLITINĖS IR MOKSLINĖS LITERATŪROS LEIDYKLA
VILNIUS — 1962

5A 2.1
Ab 68

Šis darbas pritaikytas studentams medikams, klausantiems žmogaus embriologijos kursą. Jame tik trumpai paliečiami lyginamosios embriologijos skyrius ir genetikos pagrindai, nes tai dalinai praeinama bendrosios biologijos kurse. Eksperimentinė embriologija knygoje praleista, nes ji neįeina į žmogaus embriologijos kurso programą. Čia nagrinėjama tik tai, kas praktiškai reikalinga medikui tolesnėje jo studijų ir darbo eigoje.

Valstybinio aukštojo ir specialiojo vidurinio mokslo komiteto Mokslinės-metodinės tarybos Medicinos sekcijos peržiūrėta ir pritarta

IŠ EMBRIOLOGIJOS ISTORIJOS

Embriologijos mokslo pradininkais yra laikomi Hipokratas (460—377 m. prieš m. e.) ir Aristotelis (384—322 m. prieš m. e.). Hipokratas ir jo pasekėjai buvo tos nuomonės, kad jau motinos ir tėvo „sėkloje“ yra visos būsimojo vaisiaus dalys. Taigi jie jau buvo preformizmo[1] šalininkai. Aristotelis pateikė kai kurių duomenų apie žmogaus ir viščiuko embrioninį vystymąsi. Jis nurodė, kad vienos besivystančio embriono kūno dalys atsiranda anksčiau, kitos — vėliau. Taigi Aristotelis jau buvo epigenezės[2] šalininkas.

Išradus mikroskopą ir prasidėjus mikroskopiniams tyrimams, pagilėjo ir embriologinės žinios. M. Malpigijus (1628—1694), mikroskopiškai tirdamas ankstyvas viščiuko vystymosi stadijas, pastebėjo įvairias kūno dalis. Tuo remdamasis jis atnaujino preformistines pažiūras embriologijoje, kurios vyravo iki K. Volfo.

K. Volfas, atkreipęs dėmesį į kitimus vystymosi metu, pirmasis pradėjo rūšių pastovumo teorijos kritiką. Jis pirmasis pastebėjo tarpinių inkstų (mesonephros) vystymąsi. Dėl to jie ir buvo pavadinti Volfo kūnais, o jų latakai — Volfo latakais.

M. Terechovskis (1740—1796), tirdamas mikroorganizmų atsiradimą ir vystymąsi įvairiose nuosėdose, išaiškino jų vystymosi būdus. Jis nustatė, kad mikroorganizmai savaime neatsiranda, ir galutinai sukritikavo nuo Aristotelio laikų užsilikusius idealistinius

---

[1] Preformizmas (iš lotynų kalbos žodžio *praeformeo* — iš anksto sudarau) išsilaikė iki XVIII amžiaus. Jo šalininkai teigė, kad tėvų lytinėse ląstelėse jau yra visos būsimųjų vaikų kūno dalys, kurios po apvaisinimo tik auga. Naujos kūno dalys embrioninio vystymosi metu, pasak preformistų, nesusidaro. Preformizmą galutinai sukritikavo Peterburgo akademikas K. Volfas (1735—1794) 1759 m. paskelbta disertacija „Vystymosi teorija“ ir kitais vėlesniais savo darbais, įrodęs, kad embriono vystymosi metu viena po kitos atsiranda vis naujos kūno dalys, kurių anksčiau nebuvo.

[2] Epigenezės (iš graikų kalbos žodžių *epi* — po ir *genesis* — gimimas, kilmė) šalininkai, priešingai preformizmo šalininkams, tvirtino, kad, vystantis embrionui, viena po kitos atsiranda vis naujos kūno dalys.

epigenezės teorijos šalininkų tvirtinimus, jog gyvi organizmai gali atsirasti savaime.

Ch. Panderas (1794—1865), tirdamas viščiukų embrioninį vystymąsi, išaiškino gemalinių lapelių susidarymą ir nurodė, kas iš jų atsiranda.

K. Beras (1792—1876) 1826 m. pirmą kartą rado ir aprašė žinduolių gyvūnų ir žmogaus kiaušinį. Jis pirmasis aprašė stuburinių gyvūnų stuburo pirmtaką — nugaros stygą (chorda dorsalis). Tirdamas įvairių stuburinių gyvūnų vystymąsi, K. Beras nustatė, kad embrioninio vystymosi metu embrione pirmiausia atsiranda bendriausieji gyvūnų tipo, potipio požymiai, vėliau klasės, rūšies požymiai ir vėliausiai individualiniai požymiai. Tie duomenys davė pradžią lyginamajai embriologijai.

Taigi K. Volfo, M. Terechovskio, Ch. Pandero ir K. Bero darbai embriologijos mokslui padėjo tvirtus materialistinius pagrindus.

I. Mečnikovas (1845—1916) prisidėjo prie evoliucinės krypties išvystymo embriologijoje. Tirdamas įvairių bestuburių gyvūnų vystymąsi, jis atkreipė dėmesį į bendrus jų vystymosi bruožus. Jis pastebėjo, kad kai kurių bestuburių gyvūnų vystymesi prieš gastrulos stadiją bekintąs organizmas praeina parenchimelos stadiją, kuriai pavadinimą davė pats I. Mečnikovas. Tada organizmas yra pailgas maišelis, kurio paviršių sudaro ektoderminių ląstelių sluoksnis, o vidų užpildo puriai išsidėsčiusios entoderminės ląstelės, kurios atlieka virškinimą. I. Mečnikovas nurodė, kad evoliucijos eigoje parenchimela buvo pereinamoji forma iš vienaląstelinių organizmų į daugialąstelinius. Tirdamas ląstelių sugebėjimą virškinti, 1883 m. I. Mečnikovas pirmasis pastebėjo fagocitozę ir vėliau sukūrė mokslą apie fagocitozę, fagocitus, imunitetą ir nervų sistemos vaidmenį imuniniuose procesuose. Mokslininkas ryžtingai stojo prieš idealistines tendencijas biologijos moksluose.

I. Mečnikovas ir A. Kovalevskis davė plačius pagrindus evoliucinei krypčiai embriologijoje.

A. Kovalevskis (1840—1901) pirmasis panaudojo istorinį, evoliucinį, lyginamąjį metodą embriologiniuose tyrimuose. Jis nustatė, kad visų daugialąstelinių gyvūnų embrioniniame vystymesi pastebimi bendri bruožai, rodantieji jų bendrą kilmę. Jis nustatė, kad, vystantis visiems šiems gyvūnams, susidaro gemaliniai lapeliai, kas taip pat patvirtino bendrą bestuburių ir stuburinių gyvūnų kilmę. Jis nuodugniai ištyrė iešmučio (Amphioxus lanceolatus) vystymąsi, aprašė įvairių gyvūnų ankstyvąsias embrioninio vystymosi formas (blastula, gastrula).

XIX amžiuje, išplitus mikroskopiniams tyrimams embriologijoje, pradedama gilintis į paveldimumo klausimus. A. Veismanas (1834—1914) paveldimumą siejo vien su ląstelės branduolio chromosomomis, kurios, jo nuomone, nekisdamos pereina iš kartos į kartą ir lemia visų embriono dalių vystymąsi. Vadinasi, Veismanas ir vėlesnieji jo pasekėjai, veismanistai, vėl atgaivino preformizmą, tik nauja forma. Tačiau vėlesni didelio užmojo tyrimai parodė,

kad paveldimumas susijęs su visa gyvąja medžiaga ir kad jį veikia aplinka (Mičiurinas, Lysenka ir kt.).

XIX a. pabaigoje ir XX a. pradžioje išsivystė eksperimentinė embriologija [V. Ru (1850—1924), G. Špemanas (1869—1941), P. Ivanovas (1878—1942), D. Filatovas (1876—1943) ir daugelis kitų], kurios dėka paaiškėjo aplinkos įtaka embriono vystymuisi ir besivystančio organizmo dalių tarpusavė įtaka. P. Ivanovas ir D. Filatovas savo tyrimais parodė, kad embrioninio vystymosi metu nėra vienašališkos vienų besivystančio embriono kūno dalių, vadinamųjų „organizatorių", įtakos kitų kūno dalių vystymuisi, kaip galvojo G. Špemanas; paaiškėjo, kad visos kūno dalys veikia viena kitą, tik nevienodai. Jos sudaro organizme viena kitai vidinę aplinką.

Preformizmo ir epigenezės teorijos kaip tokios jau seniai neteko vertės ir atmestos. Iš šių teorijų beliko tik atskiri teiginiai, kurie pasirodė esą teisingi, būtent, rūšinis lytinių ląstelių specifiškumas ir vystymosi eigoje naujų formų susidarymas.

Embriono vystymosi kryptis susidarė santykiuose su išorine aplinka istorinio, filogenezinio vystymosi eigoje, bet šiai krypčiai taip pat turi įtakos ir sąlygos, kuriose embrionas vystosi. Naujas organizmas vystosi veikiant tarpusavyje aukščiau minėtiems vidiniams ir išoriniams faktoriams.

ĮVADAS

Žmogaus vystymosi istoriją visų pirma reikia skirti į du skyrius, kurių pirmasis liečia f i l o g e n e z i n į žmonijos vystymąsi, o antrasis — o n t o g e n e z i n į atskiro žmogaus vystymąsi. Ontogeneziniame atskiro žmogaus vystymesi vėl skiriami du laikotarpiai: e m b r i o n i n i s vystymasis — nuo užuomazgos iki gimimo ir p o e m b r i o n i n i s — nuo gimimo iki mirties.

Žmogaus embriologija liečia tik embrioninį žmogaus vystymąsi. E m b r i o l o g i j a (graikų kalba *embryon* — gemalas, *logos* — žodis, mokslas) — mokslas apie gemalo vystymąsi. Tačiau embriologijoje greta žodžio „gemalas" tenka vartoti ir žodį „embrionas", teikiant šiems žodžiams skirtingą prasmę. (Populiariojoje literatūroje žodis „gemalas" vartojamas ir siauresne prasme vietoj „embriono".) Žmogaus e m b r i o n u vadiname tik besivystantį būsimojo žmogaus kūną nuo užuomazgos susidarymo iki gimimo. Embriono sąvokai nepriklauso į jo kūno sudėtį neįeinantieji embriono priedai ir dangalai, nors jie embriono vystymuisi yra būtini. G e m a l u vadiname visa tai, kas gimdymo metu pasišalina iš gimdos, gimsta, būtent embrionas su visais jo priedais ir dangalais.

Embrioniniame žmogaus vystymesi įvairūs autoriai skirtingu požiūriu skiria nevienodus periodus ir embriologijos kursą dalija į atitinkamus skyrius.

Morfologiniu embriono vystymosi požiūriu žmogaus embriologijos kursą galima skirti į tris skyrius: progenezę, blastogenezę ir organogenezę.

P r o g e n e z ė s skyrius apima lytinių ląstelių vystymąsi, jų brendimą, struktūrą, savybes ir jų susijungimą apvaisinimo metu, sudarant naujo organizmo užuomazgą apvaisinto kiaušinio — zigotos — pavidalu. Lytinės ląstelės vystymosi metu aprūpinamos maistu kaimyninių to paties organizmo ląstelių.

B l a s t o g e n e z ė s skyriuje nagrinėjama apvaisinto kiaušinio skilimas — perėjimas iš vienaląstelinio organizmo į daugialąstelinį. Skylantis apvaisintas kiaušinis maitinamas iš kiaušinio

vystymosi metu citoplazmoje sukauptų atsarginių maisto medžiagų, trynio. Toliau blastogenezės skyriuje nagrinėjama ankstyvųjų gemalo formų susidarymas ir keitimasis, gemalinių lapelių atsiradimas ir tolesnis jų vystymasis, embrioninių dangalų ir embriono ryšio su motinos kūnu susidarymas. Besivystąs žmogaus gemalas, šio vystymosi laikotarpio pradžioje atėjęs pro kiaušintakį į gimdos ertmę ir tuo pat laiku užbaigęs skilimo fazę, skverbiasi į gimdos gleivinę ir ima maistą iš ardomų jos audinių visu trofoblasto paviršiumi. Vėliau, susidarius iš trofoblasto gaureliniam dangalui (chorion), jo gaureliuose išsivysčius embriono kraujagyslėms ir gaurelinio dangalo gaureliams praardžius gimdos gleivinės kraujagyslių sieneles, žmogaus gemalas gauna maistą ir deguonį pro gaurelinio dangalo gaurelius iš motinos kraujo.

Organogenezės skyriui priklauso embriono organų vystymasis, atsižvelgiant į organą sudarančių audinių vystymąsi (histogenezę) ir jų tarpusavį santykiavimą besivystančiame organe, t. y. organo formos ir struktūros vystymąsi (morfogenezę). Šiame skyriuje nagrinėjamas ilgiausias embrioninio vystymosi laikotarpis, kurio metu embrionas maitinamas iš motinos kraujo pro placentos gaurelių epitelį ir embriono kapiliarų endotelį ateinančiomis medžiagomis.

Žmogaus embrioninis vystymasis baigiasi gimimo metu.

Įvairiais žmogaus embrioninio vystymosi laikotarpiais šis vystymasis vyksta įvairiose aplinkos sąlygose: kiaušintakyje, gimdos gleivinėje iki išsivystant placentinei kraujotakai ir jai išsivysčius. Priklausomai nuo aplinkos sąlygų, įvairiais vystymosi laikotarpiais skirtingas ir gemalo maitinimas: iš trynio, iš motinos audinių bei kraujo. Todėl kiekviename embrioninio vystymosi laikotarpyje vyksta kokybiškai skirtingi embriono audinių struktūros ir funkcijos persitvarkymai.

I skyrius

PROGENEZĖ

PIRMINIŲ LYTINIŲ LĄSTELIŲ VYSTYMASIS

Susidarant lytinių liaukų užuomazgoms, jose atsiranda pirminės indiferentinės, tai yra vienodos abiejų lyčių, lytinės ląstelės. Indiferentinėms lytinėms liaukoms vėliau (2 cm ilgio žmogaus embrione) persitvarkant į vyriškąsias ar moteriškąsias, šios ląstelės tampa arba vyriškomis lytinėmis ląstelėmis — spermiogonijomis arba moteriškomis — ovogonijomis.

VYRIŠKOJI LYTINĖ LĄSTELĖ — SPERMATOZOIDAS, GYVUKAS

Vyriškosios lytinės ląstelės vystymasis

Naujagimio sėkliniuose kanalėliuose didelės, iki 20μ, su dideliu apskritu branduoliu spermiogonijos išsidėsčiusios tarp mažų paraminių būsimųjų Sertolio ląstelių. Kanalėlių spindžio dar nėra.

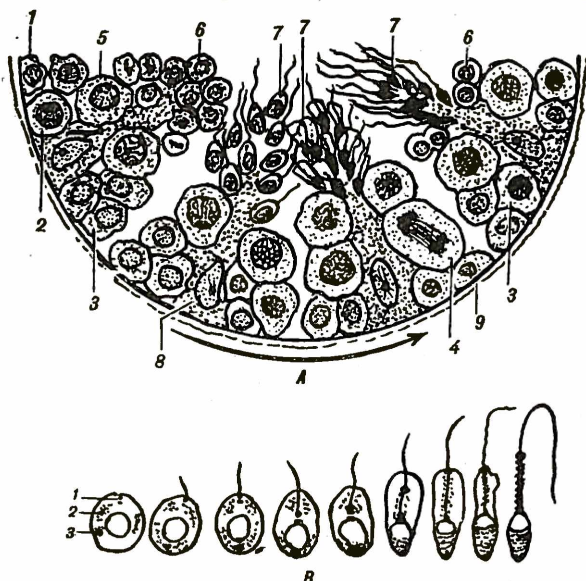
Spermiogonijos dauginasi visą individo amžių. Besivystant sėkliniams kanalėliams (tubuli seminiferi), susidarant jų spindžiui, spermiogonijos slenka iš kanalėlių centro link pakraščių ir priartėja prie kanalėlių sienelių.

Besivystydama vyriškoji lytinė ląstelė praeina 4 stadijas: dauginimosi, augimo, brendimo ir diferenciacijos (1 pav.).

Dauginimosi stadija trunka iki gilios senatvės. Prasidedant lytiniam brendimui, kai kurios spermiogonijos nustoja daugintis ir tampa spermiocitais. Pastarieji auga; tuo būdu vyksta vyriškųjų lytinių ląstelių augimo stadija. Spermiocito augimas — tai užsitęsusi profazė. Jos metu spermiocite išryškėja chromosomos. Vėliau jos grupuojasi poromis ir kiekviena skyla išilgai pusiau. Tada jau vietoj chromosomų porų susidaro ketvertai (tetrados). Branduolio dangalas nyksta. Toks spermiocitas jau pasiruošęs brendimo stadijai.

Brendimo stadijoje, kuri kaip ir augimo stadija, tik šiek tiek vėliau, prasideda lytinio brendimo metu ir kartojasi iki senatvės, vyksta du vienas paskui kitą einą spermiocito mitoziniai skilimai. Pirmojo skilimo metu iš vieno spermiocito išsivysto du presper-

matidai, kurių kiekvienas dukart mažesnis už spermiocitą. Šio skilimo metu kiekvienos spermiocito chromosomų poros vienos chromosomos abi pusės eina į vieną prespermatidą, o kitos chromosomos abi pusės — į kitą. Vadinasi, šio skilimo metu ir ląstelės masės kiekis, ir chromosomų skaičius perpus sumažėja, redukuojasi. Dėl to šis skilimas vadinasi redukciniu. Tuoj po to be pertraukos seka antrasis mitozinis brendimo skilimas, kurio metu kiekvienas



1 pav. Spermatozoidų vystymosi schema (M. Klara)

A — vystymasis: *1* — pirminė lytinė ląstelė; *2* — pradėjusi mitozinį skilimą spermiogonija; *3* — spermiogonijos; *4* — mitoziškai skylantis spermiocitas; *5* — spermiocitas; *6* — prespermatidai; *7* — spermatidai; *8* — Sertolio ląstelės; *9* — bazinė membrana. *B* — brendimas: *1* — centriolės; *2* — chondriosomos; *3* — idiosoma ir jos centre akrosoma

prespermatidas vėl mitoziškai skyla pusiau ir iš kiekvieno išsivysto du spermatidai. Šio skilimo metu jau prieš pirmąjį skilimą pusiau suskilusių chromosomų viena kiekvienos chromosomos pusė eina į vieną, kita — į kitą spermatidą.

Yra nurodymų, kad žmogaus spermiocitas praeina iš eilės ne du brendimo skilimus, bet — tris (M. Klara).

Prespermatidai preparatuose retai pastebimi dėl to, kad jie, atsiradę iš spermiocitų, tuojau skyla į spermatidus, kurie ilgiau lieka nepakitę. Todėl juos dažnai galima pastebėti prie sėklinių kanalėlių spindžio.

Lytinio brendimo metu prasidėjus ir paskui iki senatvės kartojantis vyriškųjų lytinių ląstelių diferenciacijos stadijai, spermatidai įsiskverbia savo galais į paraminių Sertolio ląstelių viršūnių citoplazmą prie kanalėlio spindžio. Sertolio ląstelės, matomai, maiti-

na spermatidus jų diferenciacijos metu. Diferenciacijos pradžioje spermatido branduolys iš pradžių apskritas, vėliau — šiek tiek ovalinis, esąs arčiau to ląstelės galo, kuris įsiskverbęs į Sertolio ląstelių citoplazmą, ląstelės centras su dviem centriolėmis. Be to, spermatide yra chondriosomos ir vidinis tinklinis aparatas.

Vėliau spermatido branduolys pasidaro kompaktiškesnis, mažėja, plokštėja, stipriau nusidažo. Pagaliau toks branduolys visas nuslenka į tą spermatido galą, kuris, įsiskverbęs į Sertolio ląstelių citoplazmą ir apsuptas plonu citoplazmos sluoksneliu, sudaro spermatozoido galvą.

Ląstelės centras lieka priešingame spermatido gale, nukreiptame į kanalėlio spindį; abi jo centriolės stoja viena paskui kitą išilgai spermatido. Proksimalinė centriolė prisiglaudžia prie branduolio, ir čia iš jos išsivysto spermatozoido galvos plokštelė. Iš distalinės centriolės išsivysto spermatozoido skersinė plokštelė ir galinis žiedas. Be to, iš distalinės centriolės išauga ašinis spermatozoido siūlas.

Vidinis tinklinis spermatido aparatas, pereinant branduoliui į vieną, priekinį, spermatido galą, pereina ant priekinio branduolio poliaus ir čia tampa pūslele, vadinama idiosoma, kurios centre matomas oksifilinis grūdelis — akrosoma. Vėliau idiosoma kaip plonas gaubtuvas apsupa priekinę branduolio pusę, o akrosoma susilieja su branduolio paviršiumi.

Chondriosomos susirenka jungiamojoje spermatozoido dalyje ir sudaro spiralinį siūlą (kita chondriosomų dalis lieka jungiamosios dalies citoplazmoje), kuris spirališkai apsisuka aplink spermatozoido ašinio siūlo dalį, esančią tarp spermatozoido skersinės plokštelės ir galinio žiedo.

Didesnė citoplazmos dalis kaip plonas sluoksnelis sudaro spermatozoido galvos, vidurinės dalies ir didesnės jo uodegos dalies paviršinį sluoksnį. Likusi citoplazma, nesunaudota spermatozoido susiformavime, drauge su joje esančiomis vidinio tinklinio aparato liekanomis, atkrinta nuo susiformavusio spermatozoido uodegos, kartais jau net nuėjus spermatozoidui į sėklidės prielipo (epididymis) kanalą.

Besivystą spermatozoidai lieka savo galvomis įsiskverbę į Sertolio ląstelių citoplazmą, o jų uodegos nukreiptos į kanalėlio spindį. Išsivystę spermatozoidai atsipalaiduoja nuo Sertolio ląstelių citoplazmos ir išeina į sėklinių kanalėlių spindį. Bet pilnai spermatozoidai subręsta tik nuėję į sėklidės prielipo kanalą, kur galutinai atsipalaiduoja nuo citoplazmos pertekliaus ir kur juose atsiranda oksidacijos fermentai bei gamonai.

Išsivysčiusiuose normaliuose spermatozoiduose dezoksiribonukleininės rūgšties kiekis svyruoja labai nežymiai. Manoma, kad jos sumažėjimas gali būti apvaisinimo kliūtimi.

Galvojama, kad spermatozoidų vystymasis (spermiogenezė) nuo spermiogonijos iki išsivysčiusio spermatozoido trunka maždaug 19—20 dienų, iš kurių apie 10 skiriama brendimo periodui.

Įvairiuose tos pat sėklidės sėkliniuose kanalėliuose ir įvairiose to pat sėklinio kanalėlio vietose tuo pat metu vyksta skirtingos spermatozoidų vystymosi stadijos. Vadinasi, spermiogenezės periodai eina išilgai kanalėlio lyg bangomis.

Daugelio žinduolių lytinis aktyvumas būna tik tam tikrais metų laikais, tam tikrais periodais. Tokių žinduolių ir spermatozoidai vystosi tik lytinio aktyvumo metu.

Žmogaus spermatozoidai vystosi nuolat, visą lytinio aktyvumo laikotarpį, bet ne visada vienodai intensyviai, priklausomai nuo aplinkos, amžiaus, sveikatos būklės, individualinių savybių. Išsivystę spermatozoidai, išėję iš Sertolio ląstelių citoplazmos į sėklinio kanalėlio spindį, čia lieka apsupti skysčio, kurio pH = 7,19 — 7,37 (artima kraujo pH). Iš čia pro tiesiuosius kanalėlius (canaliculi recti) ir sėklidės tinklą (rete testis) spermatozoidai patenka į sėklidės prielipo kanalą, kur susirenka jų atsarga.

Sėklidės prielipo kanale esąs sekretas yra silpnai rūgščios reakcijos (pH = 6,48 — 6,61), todėl jame spermatozoidai nejuda. Tačiau šiame sekrete jie galutinai subręsta. Spermatozoidai nejuda tol, kol pasiekia prostatos (pH = 7,14) ir sėklinių pūslelių (vesiculae seminales) sekretą. Susimaišę su minėtuoju sekretu, jie pradeda judėti. Todėl, dėl kokių nors priežasčių trūkstant prostatos ar sėklinių pūslelių sekreto, spermatozoidai gali likti nejudrūs ir tuo pačiu negali dalyvauti apvaisinime.

Vyriškosios lytinės ląstelės struktūra

Subrendusi žmogaus vyriškoji lytinė ląstelė — spermatozoidas, gyvukas — yra maždaug 58—67μ ilgio. Iš jų apie 4,5—5,5μ sudaro galva, apie tiek pat — vidurinė dalis ir likusias $^5/_6$ sudaro uodega.

Spermatozoido galva, žiūrint iš plokščiosios pusės, yra ovalinė, žiūrint iš briaunos — kriaušės formos (2 pav.). Galvos plotis 3,6μ, storis priekiniame gale 1,8μ ir užpakaliniame — 3,5μ.

Žmogaus spermatozoido galvos užpakaliniame gale yra branduolinė medžiaga, turinti dezoksiribonukleininės rūgšties, o priekiniame — šviesi vakuolė.

Spermatozoido galvos paviršių sudaro labai plonas citoplazmos sluoksnelis, kuriame yra smulkių grūdelių ir plonų siūlelių.

Daugelio gyvūnų citoplazminis spermatozoido galvos paviršinis sluoksnis priekyje yra sustorėjęs ir sudaro perforatoriumą. Daugelis autorių mano, kad šis perforatoriumas padeda spermatozoidui įsiskverbti į kiaušinį.

Spermatozoido galvos paviršiniame citoplazminiame sluoksnyje yra oksidaciniai fermentai, kurie turi reikšmės aprūpinant kiaušinį deguonimi po apvaisinimo. Šie fermentai atsiranda spermatozoidams bręstant sėklidės prielipo kanale.

Vidurinė spermatozoido dalis skiriama į kaklą ir jungiamąją dalį. Kaklas 0,5—1μ ilgio. Jame yra iš priekinės centriolės kilę du grūdeliai (noduli anteriores). Jie sudaro prie pat galvos esančią

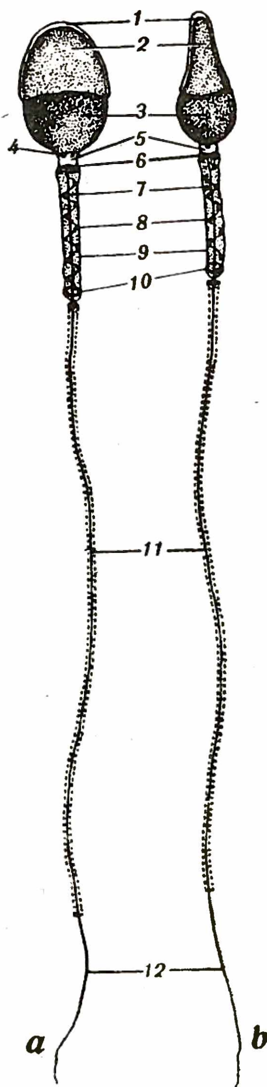
galvos plokštelę, už kurios yra siauras homogeninės tarpinės medžiagos (massa intermedia) sluoksnelis.

Spermatozoido kaklas yra lyg sąnarys, per kurį jo galva paslankiai sujungta su jungiamąja dalimi.

Jungiamoji dalis prasideda prie kaklo skersine plokštele ir užsibaigia galiniu žiedu. Skersinė plokštelė ir galinis žiedas išsivysto iš užpakalinės centriolės. Jungiamosios dalies ašį sudaro centrinė fibrilė, esanti ašinio siūlo viduje. Tiriant elektroniniu mikroskopu, nustatoma, kad ašinis siūlas sudarytas iš centrinės fibrilės ir aplink ją esančių plonučių siūlelių. Aplink ašinį siūlą 8—9 kartus kaip spiralė apsisuka spiralinis siūlas, sudarytas iš chondriosomų. Ašinį ir spiralinį siūlus supa plonas citoplazminis dangalas, kuriame taip pat yra chondriosomų.

Spermatozoidų uodegos diametras prie jungiamosios dalies yra maždaug 0,75μ, o užpakaliniame gale — maždaug 0,1—0,2μ. Uodegos ašį taip pat sudaro centrinė fibrilė, esanti viduje ašies siūlo, kuris sudarytas iš plonučių siūlelių. Priekinė didesnė pagrindinė spermatozoido uodegos dalis ašinio siūlo paviršiuje turi ploną citoplazminį dangalą, kuris sudaro vidurinės spermatozoido dalies citoplazminio dangalo tęsinį. Užpakalinę, apie 10μ ilgio, galinę spermatozoido uodegos dalį sudaro niekuo nepadengtas ašinis siūlas.

Daugelio gyvūnų spermatozoido uodega yra ne siūlo, bet juostos ar net pailgos plėvelės pavidalo, kurios viduriu eina ašinis siūlas.



2 pav. Vyro spermatozoido struktūra

a — iš plokščiosios pusės; *b* — iš šono: *1* — spermatozoido galvos paviršinis citoplazminis sluoksnis; *2* — priekinė, be branduolio, spermatozoido galvos dalis; *3* — spermatozoido branduolys; *4* — spermatozoido galvos plokštelė; *5* — tarpinės medžiagos sluoksnelis; *6* — skersinė plokštelė; *7* — ašinis siūlas; *8* — spiralinis siūlas; *9* — citoplazminis dangalas; *10* — galinis žiedas; *11* — uodegos ašinis siūlas, padengtas citoplazminiu dangalu; *12* — uodegos ašinis siūlas be citoplazminio dangalo

Vyriškosios lytinės ląstelės gyvybingumo požymiai

Spermatozoidai juda pirmyn, vingiuojant jų uodegai. Jų judėjimui turi įtakos aplinkos temperatūra, reakcija.

cheminė sudėtis. Spermatozoidai juda prieš skysčio srovę ir prieš epitelio virpamųjų plaukelių bangavimą, 3—5 mm per minutę greičiu. Jų judėjimą tvarko vidurinė dalis. Todėl spermatozoidai gali judėti ir be galvos. Jei spermatozoidai juda, tai dar nereiškia, kad jie yra tinkami apvaisinti. Mat, begalviai spermatozoidai, neturi branduolio, tad negali apvaisinti.

Spermatozoidus link savęs traukia moters lytinių organų gleivinės ir kiaušinio išskiriamos medžiagos, taip pat kai kurios cheminės medžiagos, pvz., obuolių rūgštis. Šarminėje aplinkoje spermatozoidai ilgai išlieka gyvi, o rūgščioje — greitai žūva. Makštyje, kur yra rūgšti reakcija, jie išlieka gyvi apie 45—60 minučių. Apie tai, kaip ilgai spermatozoidai būna gyvi moters lytiniuose takuose, įvairių mokslininkų duomenys skirtingi. Vieni (P. Ivanovas) nurodo, kad jie čia išbūna gyvi 5—8 dienas, o kiti (M. Klara) jau po 2 parų nerado gyvų spermatozoidų.

Žmogaus ir žinduolių spermatozoidų amžius natūraliose sąlygose priklauso daugiausia nuo d-fruktozės kiekio spermoje. d-Fruktozę, veikiant androgeniniams hormonams, dažniausiai išskiria į spermą sėklinės pūslelės (vesiculae seminales).

Kai kurių gyvūnų spermatozoidai išbūna gyvi moteriško individo lytiniuose takuose labai ilgai, pvz., šikšnosparnio nuo rudens iki pavasario, bitės apie 4—5 metus.

Spermatozoidai anksčiau netenka sugebėjimo apvaisinti, negu nustoja judėti.

Sperma

Sėklidės prielipo kanale susirinkę spermatozoidai šio kanalo, taip pat sėklinio latako (ductus deferens) ir išmetamojo latako (ductus ejaculatorius) sienelės lygiųjų raumenų peristaltinių susitraukimų metu išvaromi į prostatinę šlapimkanalio dalį (pars prostatica urethrae). Čia prie spermatozoidų prisimaišo sėklinių pūslelių, prostatos, o vėliau ir bulbouretralinių liaukų (glandulae bulbourethrales) sekretas. Paskui skersaruožių raumenų (m. bulbocavernosus ir mm. ischiocavernosi) ritminių susitraukimų dėka spermatozoidai, susimaišę su minėtųjų liaukų sekretu, spermos pavidalu išmetami, ejakuliuojami, iš šlapimkanalio.

Sperma yra želatininio skysčio konsistencijos palšas skystis, savotiško kvapo, silpnai šarminės reakcijos (pH = 7,9). Vienu kartu jos išmetama apie 3,3—6 ml. Į spermos sudėtį, be spermatozoidų, įeina sėklidės prielipo, sėklinių pūslelių, prostatos, gl. bulbourethrales ir gl. urethrales sekretai. Šių liaukų sekretai išsiskiria ne vienu metu. Sėklidės prielipo sekretas išsiskiria nuolat, gl. bulbourethrales sekretas — erekcijos metu, prostatos — ejakuliacijos pradžioje, o sėklinių pūslelių — ejakuliacijos pabaigoje.

Normaliai 1 ml spermos yra 60—120 milijonų spermatozoidų. Jeigu yra mažiau negu 60 milijonų, tai toks reiškinys vadinamas o l i g o s p e r m i j a, mažasėklyste. Oligospermija gali būti kliūtis apvaisinti.

Paprastai gali pasitaikyti iki 20% nenormalios formos spermatozoidų, kurie gali būti nesubrendę arba per anksti subrendę, pasenę arba patologiškai pakitę. Čia būna spermatozoidų be galvos, su labai didele ar labai maža galva, su normalia galva, bet dviem ar net keturiom uodegom, su dviem ar daugiau galvų ir viena ar daugiau uodegų; gali būti nenormalūs santykiai tarp įvairių spermatozoido dalių.

Kai kurių susirgimų ir lėtinių apsinuodijimų metu nenormalių spermatozoidų kiekis gali pasiekti 60% ir daugiau, kas dažnai jau kliudo apvaisinti. Galvojama, kad nenormalios spermatozoidų formos kartais gali dalyvauti apvaisinime ir duoti patologines vystymosi formas. Bet tai dar neįrodyta.

A z o o s p e r m i j a, begyvukystė, vadinama tokia būklė, kai sėklos latakų liaukos išskiria spermos skystį, bet jame nėra spermatozoidų.

A s p e r m i j a, bevaisystė, vadinama tokia būklė, kai nėra nei spermos, nei spermatozoidų.

N e k r o s p e r m i j a vadinama tokia būklė, kai yra sperma, bet joje esą spermatozoidai nejuda.

Spermoje yra fermentas hialuronidazė, pasigaminąs spermiocituose, bet ne vėlesnėse spermatozoido vystymosi stadijose. Spermatozoidų skaičius ir hialuronidazės kiekis spermoje yra pusiausvyroje. Vadinasi, didelis spermatozoidų skaičius spermoje ne tik reikalingas tam, kad greičiau ir tikriau kuris nors iš jų pasiektų kiaušinį, bet taip pat ir tam, kad būtų sudarytos apvaisinimui reikalingos biocheminės sąlygos, reikalingas fermento kiekis. Hialuronidazė, ardydama hialuroninę rūgštį, sudaro sąlygas pašalinti nuo kiaušinio paviršiaus spindulinį vainiką (corona radiata) ir ištirpinti skaidrųjį dangalą (zona pellucida), tuo būdu leidžia spermatozoidui įeiti į kiaušinį. Todėl oligospermijos atveju, esant per mažam hialuronidazės kiekiui, spermatozoidas negali patekti į kiaušinį. Be to, dėl hialuronidazės irstant hialuroninei rūgščiai, susidaro gliukuroninė rūgštis ir gliukozaminas, reikalingi apvaisinto kiaušinio vystymuisi prieš implantaciją.

Azoospermijos būklėje spermoje visai nebūna hialuronidazės.

Be spermatozoidų, spermoje randama pavienių didelių apskritų ląstelių su smulkiais apskritais intarpais, protoplazmos lašų, riebalų, baltymų lašelių, pigmento grūdelių, prostatos kūnelių (corpora amylacea prostatae), nuosėdų iš sėklinių pūslelių, įvairios formos ir dydžio kristalų.

MOTERIŠKOJI LYTINĖ LĄSTELĖ — KIAUŠINIS

Moteriškosios lytinės ląstelės vystymasis

Moters lytinės liaukos vystymosi pradžioje pirminės lytinės ląstelės žymiai didesnės už gretimas ląsteles, apskritos, šviesia citoplazma, dideliu branduoliu. Jos pasirodo lytinės liaukos

užuomazgos paviršių dengiančiame celomo epitelyje ir po juo esančioje mezenchimoje susidarančiose epitelinėse kilpose. Ar šios epitelinės kilpos tiesiog atsiranda mezenchimoje, ar įauga iš celomo epitelio, kol kas neišspręsta. Šioms epitelinėms kilpoms skylant, susidaro pirminiai folikulai. Pirminio folikulo centre lieka pirminė lytinė ląstelė, dabar jau vadinama ovogonija, apsupta vieno sluoksnio iš epitelinių kilpų susidariusio folikulinio epitelio (3 pav., *a*).

Kiaušinio vystymasis, ovogenezė, praeina dauginimosi, augimo ir brendimo stadijas. Ovogonijų dauginimasis vyksta embrioniniame periode ir po gimimo.

Ir dabar nemaža yra autorių, nurodančių, kad po gimimo moters kiaušidėje lieka tik tas ovogonijų skaičius, kuris išsivystė embrioniniame periode. Vargu ar šie tvirtinimai yra teisingi. Tyrimais nustatyta (Bartas), kad kiekvieno gyvūnų dauginimosi sezono metu iš kiaušidės audinių susidaro vis naujos lytinės ląstelės Pašalinus kiaušides, lytinės ląstelės gali regeneruoti iš gretimų audinių. Todėl, galima sakyti, kad ir suaugusiame organizme atsiranda naujos moteriškosios lytinės ląstelės. Kai kurie embriologai tvirtina, kad ankstyvose embriono vystymosi stadijose atsirandančios lytinės ląstelės vėliau degeneruoja ir iš jų suaugusio organizme neišsivysto nei spermatozoidai, nei kiaušiniai, o iš sėklidės ir kiaušidės audinių išsivysto naujos pirminės lytinės ląstelės (H. Bėnigas).

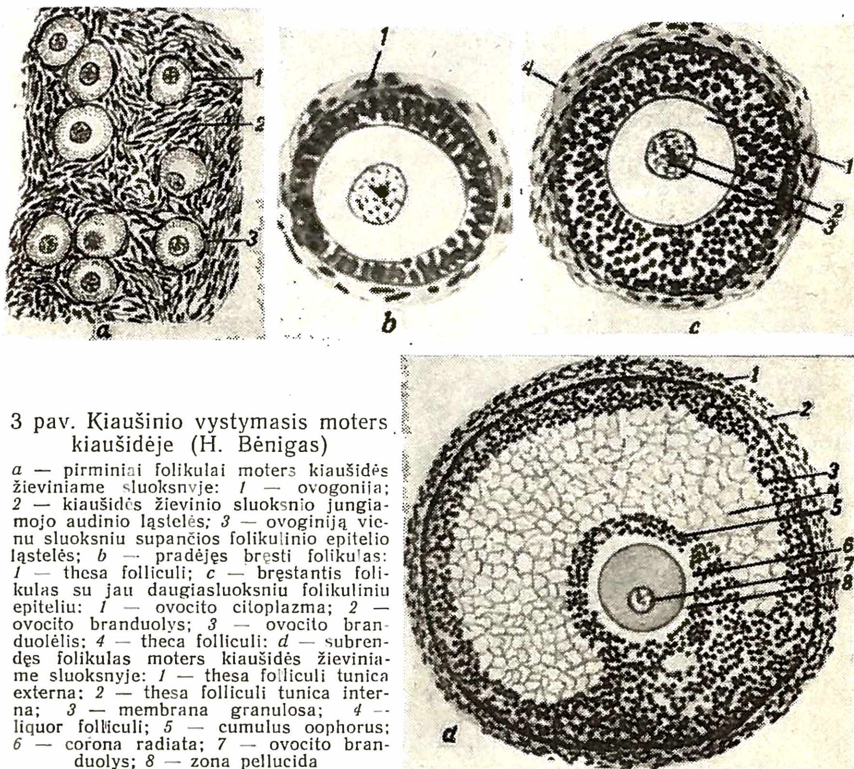
Nustojusi daugintis ovogonija tampa pirmos eilės ovocitu, kuris auga folikule. Šio pirmojo augimo periodo metu pamažu didėja ovocito branduolio ir citoplazmos kiekis. Po šio periodo eina pirmasis ramybės periodas. Dauguma pirmos eilės ovocitų pirmajame ramybės periode išbūna ilgai, pvz., iki lytinio brendimo. Ir folikulas per visą pirmąjį ramybės periodą išbūna pirminio folikulo stadijoje.

Prasidėjus lytiniam brendimui, pavieniai pirmos eilės ovocitai kas mėnuo pradeda pereiti į antrąjį augimo periodą, kurio metu jų citoplazmoje gaminasi trynys. Per visą moters lytinio aktyvumo laikotarpį kiekvieną mėnesį bręsta, tai yra praeina antrąjį augimo periodą, po vieną, o kartais ir daugiau ovocitų. Moters lytinio aktyvumo laikotarpis prasideda mėnesinių atsiradimu apie 13—14 amžiaus metus ir baigiasi klimaksu, tai yra mėnesinių išnykimu, apie 48—50 amžiaus metus.

Pereinant pirmos eilės ovocitui į antrąjį augimo periodą, ir folikulas, kuriame šis ovocitas yra, pereina į bręstančio, arba antrinio, folikulo stadiją. Tada šio folikulo vienasluoksnis plokščiasis folikulinis epitelis, supantis ovocitą, tampa kubiniu, vėliau prizminiu ir dar vėliau, ląstelėms besidauginant, iš vienasluoksnio — daugiasluoksnių (3 pav., *b*, *c*). Bręstančio folikulo folikulinio epitelio sluoksnių skaičiui daugėjant ir tuo būdu didėjant folikului, aplinkinis jungiamasis audinys sudaro apie foliku-

linį epitelį glaudesnį jungiamojo audinio sluoksnį — f o l i k u l o d a n g a l ą (*theca folliculi*).

Vėliau, folikulinio epitelio sluoksnių skaičiui daugėjant ir folikului didėjant, folikulinio epitelio viduriniuose sluoksniuose pradeda susidaryti ertmės, pripildytos folikulinio epitelinių ląstelių išskiriamo skysčio. Paskui šios ertmės susilieja į vieną bendrą



3 pav. Kiaušinio vystymasis moters kiaušidėje (H. Bėnigas)

a — pirminiai folikulai moters kiaušidės žieviniame sluoksnyje: *1* — ovogonija; *2* — kiaušidės žievinio sluoksnio jungiamojo audinio ląstelės; *3* — ovoginiją vienu sluoksniu supančios folikulinio epitelio ląstelės; *b* — pradėjęs bręsti folikulas: *1* — thesa folliculi; *c* — bręstantis folikulas su jau daugiasluoksniu folikuliniu epiteliu: *1* — ovocito citoplazma; *2* — ovocito branduolys; *3* — ovocito branduolėlis; *4* — theca folliculi: *d* — subrendęs folikulas moters kiaušidės žieviniame sluoksnyje: *1* — thesa folliculi tunica externa: *2* — thesa folliculi tunica interna; *3* — membrana granulosa; *4* — liquor folliculi; *5* — cumulus oophorus; *6* — corona radiata; *7* — ovocito branduolys; *8* — zona pellucida

folikulinę ertmę, pripildytą folikulinio skysčio (3 pav., *d*). Tada folikulas tampa s u b r e n d u s i u, a r b a t r e t i n i u, f o l i k u l u, Grafo folikulu, kuris iš pradžių turi apie 5 mm diametrą. Folikulinės ertmės pakraščiais pasilieka keli sluoksniai folikulinio epitelio, kuris dabar čia sudaro folikulo g r ū d ė t ą j ą p l ė v ę (*membrana granulosa*). Viename folikulinės ertmės krašte folikulinio epitelio ląstelės, keliais sluoksniais apsupusios pirmos eilės ovocitą, pritvirtina jį toje vietoje prie grūdėtosios plėvės. Ši pritvirtinanti folikulinių ląstelių grupė vadinama cumulus oophorus. Vienas folikulinio epitelio sluoksnis ovocito paviršiuje sudaro s p i n d u l i n į v a i n i k ą (*corona radiata*), po kuriuo yra ovocitą supantis s k a i d r u s i s d a n g a l a s (*zona pellucida*).

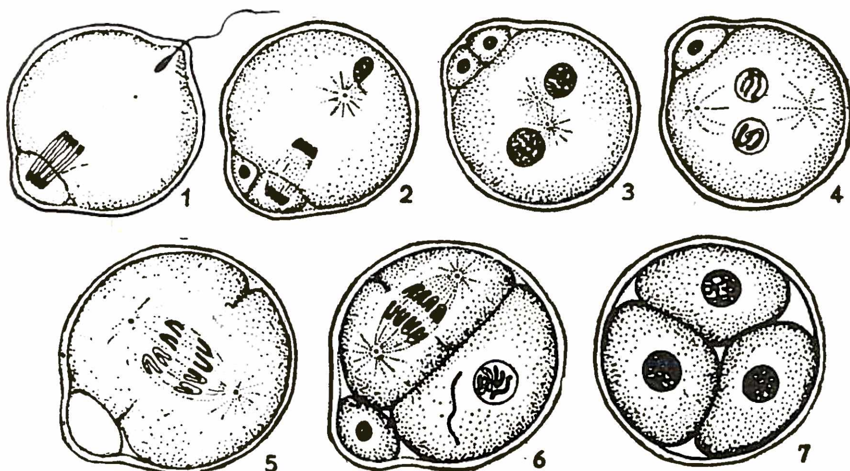
Grūdėtosios plėvės išoriniame paviršiuje yra bestruktūrė plona bazinė membrana. Išorinėje jos pusėje yra folikulo dangalas (theca folliculi), kurio vidinis sluoksnis (tunica interna) turi daugiau jungiamojo audinio ląstelių, o išorinis (tunica externa) — daugiau jungiamojo audinio skaidulų.

Kai subrendęs folikulas pasiekia 6 mm diametrą, jame esąs pirmos eilės ovocitas užbaigia antrąjį augimo periodą ir pereina į antrąjį ramybės periodą. Tada folikulo tolesnis augimas laikinai sustoja. Vėliau tokiame nurimusiame folikule esąs pirmos eilės ovocitas pradeda pereiti į brendimo stadiją. Tada ir folikulas pradeda vėl intensyviai didėti ir per keletą dienų pasiekia 15—20 mm diametrą. Toks folikulas jau yra užbaigęs savo augimą, subrendęs ir pasiruošęs plyšti.

Lig šiol stebėtos dar ne visos žmogaus ovocito brendimo stadijos. Tačiau iš turimų duomenų galima spręsti, kad jos yra panašios kaip ir kitų žinduolių. Branduolys praeina mitozinio skilimo profazę ir metafazę. Profazės metu chromosomos susigrupuoja poromis ir, skildamos kiekviena išilgai pusiau, sudaro chromosomų ketvertus (tetradas), kurie išlieka ir metafazėje. Pastarojoje fazėje chromosomų verpstė priartėja prie ovocito paviršiaus. Ties verpste ovocito paviršiuje iškyla nedidelė ovocito citoplazmos dalis pumpuro pavidalu. Anafazėje iš kiekvienos pusiau skilusių chromosomų poros viena chromosoma su abiem savo pusėmis pereina į šį citoplazmos pumpurą, kuris vėliau atsiskiria nuo pirmos eilės ovocito, tapdamas pirmuoju redukciniu kūneliu (4 pav.). Kita chromosoma iš kiekvienos chromosomų poros su abiem savo pusėmis pasilieka pirmos eilės ovocite, kuris dabar, atsiskyrus nuo jo pirmajam redukciniam kūneliui, tampa antros eilės ovocitu ir turi dukart mažesnį chromosomų skaičių negu visos kitos to organizmo ląstelės. Vadinasi, šio skilimo metu ne tik redukuojamas, sumažinamas, ovocito citoplazmos kiekis, atsiskiriant redukciniam kūneliui, bet taip pat redukuojamas pusiau ir chromosomų kiekis. Taip vyksta pirmasis brendimo skilimas, po kurio susidaro vienas antros eilės ovocitas ir vienas redukcinis kūnelis. Žmogaus, kaip ir visų žinduolių, pirmasis ovocito brendimo skilimas įvyksta prieš pat subrendusio folikulo plyšimą dar šio folikulo viduje. Antrasis brendimo skilimas vyksta tuoj po subrendusio folikulo plyšimo. Tačiau šis skilimas užsibaigia tik tada, kai į antros eilės ovocitą įeina spermatozoidas. Jei apvaisinimas neįvyksta, tai antros eilės ovocitas žūva, neužbaigęs antrojo brendimo skilimo. Antrasis brendimo skilimas vyksta kaip ir pirmasis, tik chromosomos jau prieš pirmąjį skilimą yra skilusios pusiau ir pirmojo skilimo metu savo skaičiumi pusiau sumažėjusios. Todėl antrojo brendimo skilimo metu jau kiekvienos chromosomos viena pusė eina į vieną, o kita — į kitą ląstelę. Taigi po antrojo brendimo skilimo chromosomų skaičius lieka toks pat redukuotas, koks jis pasidarė po pirmojo brendimo skilimo.

Antrojo brendimo skilimo metu nuo antros eilės ovocito atsiskiria antrasis redukcinis kūnelis. Po to nyksta ląstelės centras ir taip iš antros eilės ovocito išsivysto subrendęs kiaušinis, turintis dukart mažesnį chromosomų skaičių, negu visos kitos to organizmo ląstelės.

Vadinasi, apvaisinimo metu spermatozoidas įeina į antros eilės ovocitą. Bet šis apvaisintas ovocitas gali vystytis toliau, tik



4 pav. Žmogaus kiaušinio brendimas ir apvaisinimas (schema) (M. Klara)

nuo pirmos eilės ovocito atsiskiria pirmasis redukcinis kūnelis ir tuo būdu pirmos eilės ovocitas tampa antros eilės ovocitu, į kurį matomas besiskverbiantis spermatozoidas; *2* — nuo antros eilės ovocito atsiskiria antrasis redukcinis kūnelis ir tuo būdu antros eilės ovocitas tampa kiaušiniu; kiaušinyje matoma spermatozoido branduolys ir centras su centriolėmis; *3* — kiaušinio paviršiuje redukciniai kūneliai; tarp kiaušinio ir spermatozoido branduolių centriolės eina į priešingus kiaušinio ašigalius; *4* — kiaušinio ir spermatozoido branduoliuose aiškėja chromosomos; *5* — prasideda apvaisinto kiaušinio dalijimasis; *6* — pirmosios dvi blastomeros; viena jų jau pradėjusi dalytis; *7* — gemalas iš keturių blastomerų (ketvirtosios blastomeros paveiksle nematyti)

atsiskyrus nuo jo antrajam redukciniam kūneliui, išnykus ląstelės centrui ir tapus jam subrendusiu kiaušiniu, turinčiu redukuotą chromosomų skaičių.

Pirmasis redukcinis kūnelis gali vėl skilti ir duoti du naujus beveik lygius redukcinius kūnelius — trečiąjį ir ketvirtąjį.

Redukciniai kūneliai turi branduolį, bet labai mažai citoplazmos, ir neturi trynio. Jie greitai žūva. Tačiau kai kurie autoriai mano, kad nenormaliose sąlygose ir redukcinis kūnelis gali būti apvaisintas ir duoti pradžią vystymosi trūkumams, ypač vadinamiesiems parazitiniams dvyniams, kur vienas embrionas išsivysto normaliai, o kitas, su šiuo susijęs, lieka neišsivystęs.

Abiejų lyčių lytinės ląstelės besivystydamos praeina dauginimosi stadiją (spermiogonijos, ovogonijos). Po to jos pereina į augimo stadiją. Vyriškosios lytinės ląstelės augimo stadiją praeina greičiau, nuosekliai augdamos (spermiocitas). Moteriškosios lytinės

ląstelės augimo stadija ilgiau užsitęsia ir skiriasi į du periodus. Pirmuoju periodu augimas lėtas; jo metu pamažu daugėja pirmos eilės ovocito citoplazmos ir branduolio medžiagų kiekis. Antrojo periodo metu citoplazmoje susikrauna atsarginių maisto medžiagų — trynys, kurio vyriškojoje lytinėje ląstelėje nebūna. Tačiau ir vienų, ir kitų lytinių ląstelių augimo stadijoje vyksta šių ląstelių pasiruošimas mitoziniam skilimui, ir šios stadijos pabaigoje jos lėtai praeina pirmąją mitozinio skilimo fazę, profazę. Pastaroji skiriasi nuo paprasto visų kitų organizmo ląstelių mitozinio skilimo profazės tuo, kad čia chromosomos ne pavienės, bet susigrupuoja poromis. Yra nurodymų, kad jos, susiglaudusios po dvi, gali porose pasikeisti savo medžiagos dalimis. Profazės pabaigoje, kaip kiekvieno mitozinio skilimo metu, taip ir čia, kiekviena chromosoma skyla išilgai pusiau.

Sveikos moters kiaušidėje nuo lytinio subrendimo maždaug iki trisdešimt penktųjų amžiaus metų visada yra labai daug ne visai subrendusių folikulų, kuriuose esąs ovocitas yra antrame ramybės periode. Maždaug kas 28 dienos vienas iš šių folikulų pasiekia galutinį subrendimą. Šis 28 dienų ciklas vadinamas moters lytiniu ciklu. Jo trukmė individualiai svyruoja; be to, ji svyruoja tos pat moters organizme, esant įvairioms sąlygoms.

Artėjant folikului prie subrendimo pabaigos, jo grūdėtosios plėvės folikulinės epitelinės ląstelės greitai dauginasi. Dėl to ne tik didėja folikulas ir jo ertmė, bet ir daugėja grūdėtosios plėvės ląstelių sluoksnių skaičius. Baigiant folikului bręsti, padidėja minėtosios plėvės ląstelės.

Subrendusio folikulo dangalas ties cumulus oophorus sustorėja. Didėjant folikului ir jo viduje folikulinio skysčio kiekiui, folikulas iškyla kiaušidės paviršiuje, iškeldamas ties savimi kiaušidės audinio paviršinį sluoksnelį — tunica albuginea. Tada kiaušidės paviršiuje matyti šviesesnė, anemiška, iškylančio folikulo vieta.

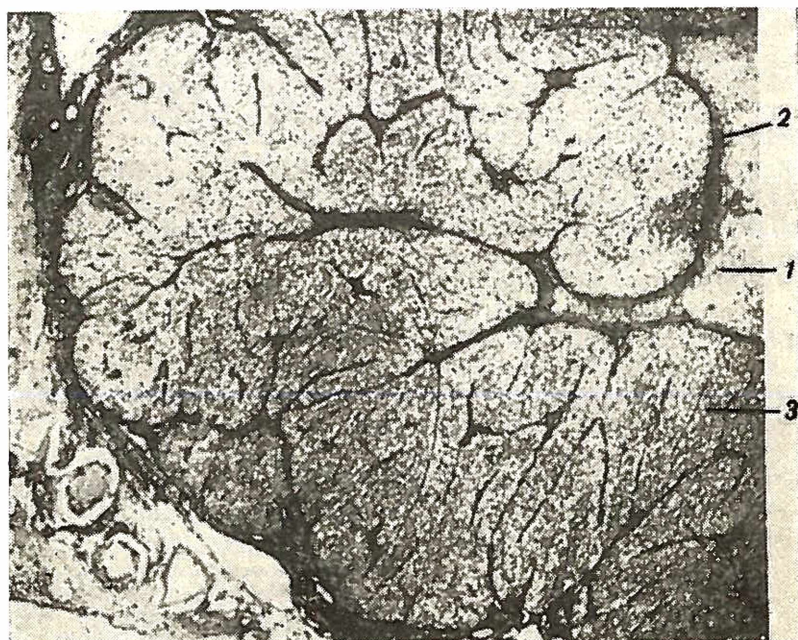
Prieš folikului plyštant, jo cumulus oophorus epitelyje atsiranda ertmės, užpildytos skysčiu, tik spindulinio vainiko ląstelės lieka prie ovocito paviršiaus. Subrendusio folikulo plyšimas moters kiaušidėje įvyksta išsipiečiant kiaušidės kraujagyslėms ir dėl to kiek padidėjant vidiniam kiaušidės audinių spaudimui. Folikului plyštant, jame esąs ovocitas, apsuptas spindulinio vainiko, drauge su ištekančiu folikuliniu skysčiu išnešamas į kiaušidės paviršių. Šis folikulo plyšimas ir ovocito išėjimas vadinamas o v u l i a c i j a.

Kartais jaunoms moterims, o kartais prieš lytinio aktyvumo pabaigą, prieš klimaksą, subrendęs folikulas lieka kiaušidėje neplyšęs (folliculus persistens). Dėl to padaugėja moters organizme folikulinio hormono ir ilgiau trunka jo išskyrimas. Be to, labiau išsivysto ir ilgiau užtrunka gimdos gleivinės proliferacijos fazė, vėluoja ir būna kraujingesnės mėnesinės.

Kai kurių žinduolių, pavyzdžiui triušės, katės, folikulo galutinį subrendimą ir plyšimą sukelia lytinis aktas. Triušės folikulas plyšta maždaug praėjus 10 valandų, o katės — 2 dienoms po lytinio

akto. Manoma, kad ir žmonių lytiniai santykiai, skatindami kiaušidės hiperemiją, gali paankstinti folikulo plyšimą.

Kadangi folikulas plyšta įvairiose kiaušidės paviršiaus vietose, todėl senesnių moterų šis paviršius nelygus. Subrendęs kumelės folikulas visada nukrypsta į vieną kiaušidės vietą, ovuliacijos daubą, ir ovuliacija įvyksta visada toje pačioje kiaušidės paviršiaus



5 pav. Moters nėštumo meto geltonojo kūno kiaušidėje piūvio dalis (M. Bėnigas). Geltonasis kūnas maksimalaus išsivystymo stadijoje

1 — geltonojo kūno centras; 2 — geltonojo kūno centro pakraščiais išsivystąs jungiamasis audinys; 3 — geltonojo kūno liaukinis epitelis

vietoje. Plyšusiame folikule iš folikulinio epitelio ląstelių vystosi liauka — g e l t o n a s i s k ū n a s (*corpus luteum*) (5 pav.). Ciklinius kiaušidės kitimus skatina hipofizio (hypophysis) priekinės dalies gonadotropiniai hormonai. Pašalinus priekinę hipofizio dalį, lytinis kiaušidės ciklas išnyksta.

Folikulų brendimas iki folikulinės ertmės atsiradimo vyksta nepriklausomai nuo gonadotropinių hormonų. Tolesnį folikulų brendimą jau skatina folikulus skatinantis hipofizio priekinės dalies hormonas. Tos pat hipofizio dalies liuteinizuojantis hormonas skatina folikulinio hormono gamybą. Plyšus folikului, pastarasis hormonas skatina šio folikulo grūdėtosios plėvės ląsteles tapti liuteininėmis ląstelėmis, bet neskatina geltonojo kūno hormono gamybos. Liuteotropinis hipofizio priekinės dalies hormonas jau

skatina geltonojo kūno hormono gamybą ir paties geltonojo kūno vystymąsi. Hipofizio priekinės dalies hormonų gamybai turi įtakos kiaušidės hormonai. Aplamai bet kurios endokrininės liaukos darbas priklauso nuo visų endokrininių liaukų veikimo, kurį derina nervų sistema.

Nuo kiaušidės ciklo priklauso ir gimdos gleivinės cikliški kitimai, užsibaigiantieji mėnesinėmis. Todėl mėnesinių pradžia leidžia apytikriai spręsti apie ovuliacijos laiką. Moterų, kurių kiaušidės ir gimdos gleivinės ciklas kartojasi kas 28 dienas, ovuliacija įvyksta dažniausiai tarp 13 ir 16 dienų po buvusių mėnesinių pradžios. Todėl tuo laikotarpiu dažniausiai įvyksta apvaisinimas. Tačiau neretai ovuliacija įvyksta tarp 5 ir 13 dienų po mėnesinių. Rečiau ji pasitaiko praslinkus 17 ir daugiau dienų po buvusių mėnesinių.

Kartais per vieną mėnesinių ciklą įvairiu laiku gali plyšti ne vienas, bet du ar net daugiau folikulų. Tačiau pakartotinis folikulų plyšimas vieno gimdos gleivinės ciklo metu jau nedaro įtakos į vykstantį tuo metu ciklą, nes ovuliacija nepriklauso nuo mėnesinių, ir plyšusio folikulo vietoje išsivysčiusio geltonojo kūno hormonai slopina plyštančių folikulų hormoninį veikimą.

Mėnesinių ciklas susijęs su folikulo subrendimu ir plyšimu, plyšusiame folikule geltonojo kūno išsivystymu, gimdos gleivinės pasiruošimu nėštumui. Kartais moterims (jaunoms) lytinio brendimo, o dažniau — klimakso metu vyksta vadinamos netikrosios mėnesinės, tai yra būna kraujavimas be folikulo plyšimo ir geltonojo kūno išsivystymo. Gimdos gleivinė tada nepraeina sekrecijos fazės, pasilikdama iki mėnesinių proliferacijos fazėje.

Plyšusio folikulo sienelės susiraukšlėja, o viduje lieka truputis folikulinio skysčio dažnai su kraujo priemaiša. Folikulo plyšimo angą uždaro sukrešėjęs folikulinis skystis ir fibrinas. Vėliau čia užauga jaunas su gausiom kraujagyslėm jungiamasis audinys. Grūdėtosios plėvės ląstelės greitai dauginasi ir du—tris kartus padidėja. Taip vyksta pirmoji geltonojo kūno vystymosi stadija — proliferacijos stadija.

Po to iš folikulo dangalo vidinio sluoksnio į grūdėtąją plėvę įauga kraujagyslių kapiliarai, lydimi jungiamojo audinio. Tai antroji geltonojo kūno vystymosi stadija — vaskuliarizacijos stadija. Tada ir į buvusio folikulo vidų, užpildytą folikulinio skysčio liekanų, įauga jungiamasis audinys. Tuo būdu iš šio audinio susidaro būsimojo geltonojo kūno centras. Aplink šį jungiamojo audinio branduolį tada jau būna išaugusios grūdėtosios plėvės ląstelių vaskuliarizuotos kilpos.

Praėjus maždaug 10 dienų po folikulo plyšimo, grūdėtosios plėvės ląstelėse pradeda atsirasti lipoidiniai lašai ir gelsvos spalvos pigmentas liuteinas, kuris dalinai difuziškai, o dalinai grūdeliais pasiskirstęs po citoplazmą. Nuo tada grūdėtosios plėvės ląstelės vadinamos liuteininėmis.

Folikulo dangalo vidinio sluoksnio ląstelėse šiuo metu taip pat atsiranda lipoidinių lašų ir liuteino, tačiau šios ląstelės lieka ma-

žesnės už liuteinines. Taip vyksta trečioji geltonojo kūno vystymosi stadija — liaukinė metamorfozė. Po 2—3 dienų geltonasis kūnas pasiekia ketvirtąją savo vystymosi stadiją — maksimalaus išsivystymo stadiją (5 pav.).

Jei apvaisinimas neįvyko, tai ši ketvirtoji stadija trunka vos 3—4 dienas ir po to prasideda greitai vykstanti geltonojo kūno nykimo stadija. Smarkiai vyksta liuteininių ląstelių riebalinė distrofija, ir jos žūva. Jų vietą užima čia augantis jungiamasis audinys, kuris išnykusio geltonojo kūno vietoje sudaro jungiamojo audinio randą — corpus albicans, arba corpus fibrosum. Per 6—8 savaites ir pastarasis išnyksta.

Geltonasis kūnas, išsivystąs neįvykus apvaisinimui, vadinamas netikruoju geltonuoju kūnu (*corpus luteum menstruationis*), išsivystąs įvykus apvaisinimui — tikruoju geltonuoju kūnu (*corpus luteum graviditatis*). Pirmasis kaip liauka veikia apie 10—12 dienų. Netikrasis geltonasis kūnas kartais gali išnykti per greit, bet gali ir likti per ilgai. Pastaruoju atveju neįvyksta laiku mėnesinės.

Jei kiaušinis apvaisinamas, į gimdos gleivinę įsiskverbusio gemalo trofoblastas išskiria choriongonadotropiną, kuris ne tik sulaiko geltonojo kūno nykimą, bet dar skatina tolesnį jo vystymąsi. Tikrasis geltonasis kūnas pasiekia maždaug 3 cm diametrą. Šio kūno maksimalaus išsivystymo stadija tęsiasi iki 4 nėštumo mėnesio. Vėliau iki 5—6 nėštumo mėnesio, jis pamažu išnyksta ir jo vietoje lieka jungiamojo audinio randas— corpus albicans.

Geltonasis kūnas apvaisinto kiaušinio atžvilgiu atlieka trejopą uždavinį. Jis paruošia gimdos gleivinę, kad gemalas galėtų į ją įsiskverbti ir joje maitintis. Geltonojo kūno pašalinimas tuoj sukelia gimdos gleivinės irimą, mėnesines. Jis sumažina gimdos raumenų jautrumą ir stabdo jų susitraukimą. Tuo būdu užtikrinamas į gimdos gleivinę įsiskverbusiam gemalui saugus vystymasis. Pagaliau geltonasis kūnas sulaiko kiaušidėje kitų folikulų brendimą. Įsodinus triušei kiaušidę su išsivysčiusiu geltonuoju kūnu, laikinai sulaikomas šio gyvūno folikulų brendimas, gaunama hormoninė sterilizacija.

Iš daugybės moters kiaušidėje subręstančiuose folikuluose išsivystančių kiaušinių tik keletas apvaisinami ir duoda pradžią naujam žmogui. Visi likusieji žūva įvairiose jų vystymosi stadijose, kartu nykstant folikulams.

Nykstant folikulams, pirma žūva ovocitas, o paskui ir folikulinis epitelis. Nykstančio folikulo vietoje lieka jungiamojo audinio randelis, kuris vėliau irgi išnyksta.

Išėjęs iš plyšusio folikulo kiaušinis, apsuptas skaidriojo dangalo ir spindulinio vainiko, paprastai tuoj patenka į kiaušintakį (tuba uterina), nes kiaušintakio distaliniame gale yra iškyšuliai, vadinami fimbrijomis, kurie, veikiami subrendusio folikulo hormonų nukreipia iš plyšusio folikulo išėjusį kiaušinį kiaušintakio link. Be to, jį ta kryptimi nukreipia kiaušintakio virpamieji plaukeliai, kurių virpesiai plinta gimdos link. Tačiau, nežiūrint to, kartais kiaušinis nepatenka į kiaušintakį: pasilieka arba kiaušidės paviršiuje, arba pilvo ertmėje.

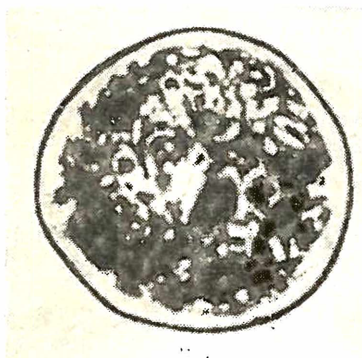
Peristaltiniai kiaušintakio raumenų judesiai padeda kiaušiniui keliauti kiaušintakio kanalu gimdos link. Sudėtingos išilginės kiaušintakio gleivinės raukšlės paprastai nekliudo kiaušiniui slinkti į gimdą. Tik dėl uždegiminių procesų sulipusios raukšlės trukdo kiaušinio judėjimui į gimdą.

Žmogaus kiaušinis juda kiaušintakio kanalu į gimdą 3—4 dienas. Gimdoje jis dar kurį laiką iki implantacijos būna laisvas. Todėl nuo ovuliacijos iki implantacijos praeina maždaug 5 dienos.

Subrendusiame folikule esąs antros eilės ovocitas prieš folikulo plyšimą pradeda antrąjį brendimo skilimą. Tačiau šis skilimas vėliau sustoja. Jei, plyšus folikului, iš jo išėjęs antros eilės ovocitas liko neapvaisintas, tai, patekęs į kiaušintakį, jis keliauja gimdos link, kol pagaliau žūva neužbaigęs antrojo brendimo skilimo. Jeigu per keletą valandų po ovuliacijos, kol dar antros eilės ovocitas gali būti apvaisintas, į jį įeina spermatozoidas, tada tuoj pat užsibaigia antrasis brendimo skilimas ir antros eilės ovocitas tampa subrendusiu kiaušiniu. Vadinasi, žmogaus antros eilės ovocitas išsivysto į subrendusį kiaušinį tik tada, kai į jį įeina spermatozoidas.

Subrendusios moteriškosios lytinės ląstelės struktūra

Subrendęs žmogaus kiaušinis fiksuotame preparate turi 100—125μ, nefiksuotame — apie 150μ diametrą. Jis yra didesnis už visus ligi šiol žinomus placentinių žinduolių kiaušinius. Kiaušinio branduolys apskritas, 34—45μ diametro su dideliu branduolėliu centre (6 pav.), ir yra prie viršutinio kiaušinio poliaus, prie kurio jis, matyt, kyla dėl savo nedidelio svorio. Kartais viename kiaušinyje būna du ir daugiau branduolių. Gal būt, tais atvejais, vystantis kiaušiniui, skyla branduolys, bet neskyla visa likusi ląstelė. Pasitaiko kiaušinių su labai dideliu branduoliu. Citoplazma kiaušinio paviršiuje sudaro skaidrų sluoksnį, o giliau joje stambiais lašais išsidėstęs trynys. Trynio lašuose yra baltymų, angliavandenių, riebalinių medžiagų, druskų ir karotinoidų, dėl kurių trynys yra gelsvas. Žmogaus ir aukštesniųjų žinduolių kiaušiniuose trynio yra mažiau negu visų kitų stuburinių gyvūnų.



6 pav. Moters kiaušinis, paimtas iš kiaušintakio (B. Petenas). Spindulinio vainiko ląstelės nuo kiaušinio paviršiaus pasišalinusios. Skaidrusis dangalas sustorėjęs. Citoplazmoje matyti stipriai šviesą laužiantieji lipoidų lašai

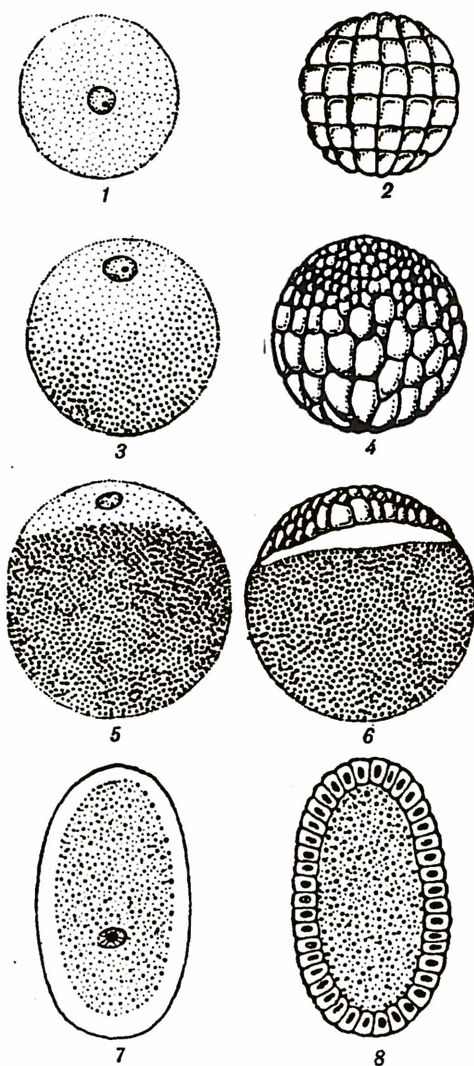
Pagal trynio kiekį skiriami mažai trynio turintieji — oligolecitaliniai — ir daug trynio turintieji — polilecitaliniai — kiaušiniai (7 pav.).

Pagal trynio išsidėstymą kiaušinyje skiriami izolecitaliniai kiaušiniai (trynys vienodai pasiskirstęs kiaušinio citoplazmoje) ir anizolecitaliniai kiaušiniai (trynys nevienodai pasiskirstęs kiaušinio citoplazmoje). Oligolecitaliniai kiaušiniai kartu yra ir izolecitaliniai, o polilecitaliniai — ir anizolecitaliniai.

Kai kurių anizolecitalinių kiaušinių trynys yra susikoncentravęs kiaušinio centre, aplink branduolį. Tokie kiaušiniai vadinami centrolecitaliniais. Kitų anizolecitalinių kiaušinių trynys yra susikoncentravęs viename kiaušinio gale. Tai telolecitaliniai kiaušiniai. Pastarųjų kiaušinių galas, kuriame yra trynys, vadinamas vegetaciniu poliumi, o priešingas, trynio neturįs — animaliniu.

Trynys yra pasyvi masė, kliudanti vystytis trynį turinčiai kiaušinio citoplazmos daliai.

Mažai trynio turintis kiaušinis po apvaisinimo skyla visas, ir visa jo masė dalyvauja naujo gemalo sudaryme. Tokie kiaušiniai vadinami holoblastiniais. Daug trynio turinčių telolecitalinių kiaušinių po apvaisinimo skyla tik animalinis, citoplazminis, trynio neturįs kiaušinio polius. Iš šio poliaus vystosi naujas gemalas, o vegetacinis polius neskyla ir gemalo kūno sudaryme



7 pav. Kiaušinių rūšys pagal trynio išsidėstymą kiaušinyje ir šių kiaušinių segmentacijos rūšys (M. Klara)

1 — oligolecitalinis kiaušinis; *2* — pilna ir lygi segmentacija; *3* — telolecitalinis kiaušinis; *4* — pilna, nelygi segmentacija; *5* — telolecitalinis kiaušinis; *6* — dalinė, diskinė segmentacija; *7* — centrolecitalinis kiaušinis; *8* — dalinė, paviršinė segmentacija

nedalyvauja. Tokios sandaros kiaušiniai vadinami meroblastiniais.

Iš stuburinių gyvūnų nėgių, ganoidų, varliagyvių ir žinduolių kiaušiniai yra holoblastiniai, kitų stuburinių — meroblastiniai.

Kaip minėjome, kiaušinis apsuptas skaidria membrana — skaidriuoju dangalu, kuris yra radialiai ruožuotas, apie 10—15 μ storio. Šio dangalo išorėje yra vienas sluoksnis folikulinio epitelio ląstelių, kurios, išsidėsčiusios spinduliais ant jo, sudaro spindulinį vainiką (corona radiata). Pastarojo ląstelių ataugos eina radialiai per skaidrųjį dangalą ir pasiekia kiaušinio paviršių. Matyti, spindulinio vainiko ląstelės kiaušiniui atlieka tą patį vaidmenį, kaip Sertolio ląstelės besivystančiam spermatozoidui.

APVAISINIMAS

Apvaisinimas — tai vyriškosios ir moteriškosios lytinių ląstelių susijungimas. Šis susijungimas įvyksta aukštesniųjų stuburinių ir žmogaus moteriškojo individo lytiniuose takuose po lytinio akto, kurio metu į makštį (vagina) suleidžiama sperma su spermatozoidais. Tai vidinis apvaisinimas. Žemesniųjų stuburinių spermatozoidai ir kiaušiniai išleidžiami iš organizmo į vandenį, kuriame ir įvyksta jų susijungimas — apvaisinimas. Tai išorinis apvaisinimas.

Apvaisinimo eiga visų gyvų organizmų, besiveisiančių lytiniu būdu, iš esmės vienoda.

Žinduolių moteriška lytinė ląstelė apvaisinime dalyvauja antros eilės ovocito stadijoje. Kaip minėjome, spermatozoidai, hialuronidazės dėka prasiskverbę pro spindulinio vainiko ląsteles ir skaidrųjį dangalą, pasiekia antros eilės ovocito paviršių. Ties ta vieta atsiranda mažas ovocito citoplazmos iškilimas, pro kurį ir įeina spermatozoidas į ovocito citoplazmą. Spermatozoidui įėjus, ovocito branduolyje išryškėja chromosomos, nyksta ovocito branduolio dangalas, chromosomos priartėja prie ovocito paviršiaus; toje vietoje ovocito paviršiuje iškyla ovocito citoplazmos pumpuras, į kurį įeina dalis chromosomų, o kita dalis lieka ovocite. Taip įvyksta antrasis ovocito brendimo skilimas, kurio metu nuo ovocito paviršiaus atsiskiria pumpuro pavidalo maža ląstelė (antrasis redukcinis kūnelis); likusi didesnė ląstelė jau yra subrendęs kiaušinis. Pastarojo citoplazmoje jau yra prieš antrąjį brendimo skilimą čia įėjęs spermatozoidas.

Spermatozoidui įėjus į kiaušinį ir dėl to pasikeitus kiaušinio citoplazmos fizinei-cheminei būklei, dalis skysčio išeina iš kiaušinio citoplazmos į tarpą tarp kiaušinio paviršiaus ir skaidriojo dangalo. Toks reiškinys pastebėtas, sekant triušės kiaušinių apvaisinimą.

Įeinant spermatozoidui į kiaušinio citoplazmą, jo uodega atsiskiria nuo tarpinės dalies ir pamažu nyksta. Kai kurių gyvūnų

beuodegis spermatozoidas apvaisinimo metu visas įeina į kiaušinio citoplazmą.

Spermatozoido jungiamoji dalis ir kaklas atsiskiria nuo galvos, o citoplazma susimaišo su kiaušinio citoplazma. Spermatozoido spiralinį siūlą sudarančios chondriosomos pasiskirsto kiaušinio citoplazmoje. Spermatozoido kakle esančios centriolės patenka į tarpą tarp spermatozoido branduolio ir kiaušinio branduolio. Čia abi centriolės tolsta viena nuo kitos priešinga kryptimi, o tarp jų susidaro citoplazmos siūlų achromatinė verpstė. Tuo metu spermatozoido ir kiaušinio branduoliuose išryškėja chromosomos, nyksta branduolių dangalai (žr. 4 pav.). Po to spermatozoido ir kiaušinio chromosomos koncentruojasi achromatinės verpstės pusiaujo srityje ir čia sudaro vieną bendrą, metafazės stadijos achromatinės verpstės pusiaujo plokštumoje išsidėsčiusią chromosomų grupę.

Taip užsibaigia apvaisinimas, ir apvaisintas kiaušinis skyla toliau.

Susijungiant vyriškajai ir moteriškajai lytinėms ląstelėms, jų tarpusavės sąveikos išdavoje susidaro viena ląstelė — apvaisintas kiaušinis, z i g o t a. Ši ląstelė — tai naujo organizmo pirmoji ląstelė, kuri, jau baigiantis jos susidarymui, pradeda daugintis. Tuo tarpu šią ląstelę sudariusios lytinės ląstelės, prieš joms susijungiant, negalėjo daugintis, nes po redukcinių skilimų jos jau neturėjo pilnos tos rūšies gyvo organizmo ląstelei būdingos sudėties. Lytinės ląstelės perduoda po apvaisinimo išsivystančiam naujam organizmui iš jo tėvų paveldimus požymius.

Chromosominės paveldimumo teorijos šalininkai yra tos nuomonės, kad paveldimi požymiai perduodami vaikams vien per chromosomas. Tuos požymius jie sieja su išilgai chromosomos išsidėsčiusiomis dalelėmis, kurias jie vadina genais. Suradus chromosomose polimerinės dezoksiribonukleininės rūgšties molekulių, chromosominės paveldimumo teorijos šalininkai atskiras šios rūgšties molekulių grandis tapatina su genais ir paveldimumą mėgina aiškinti dezoksiribonukleininės rūgšties savybėmis. Chromosominė paveldimumo teorija yra idealistinė, nes ji izoliuoja chromosomas nuo viso organizmo, pripažindama joms vien nežinia kada ir nežinia kieno suteiktą paveldimų požymių perdavimo galią. Ši teorija yra fatalistinė, nes jos požiūriu chromosomose glūdinčio paveldimumo neveikia aplinka, ir chromosomose glūdintieji nekintami genai fatališkai lemia organizmo vystymąsi.

Tuo tarpu tikrumoje, kintant aplinkai, nuolat kinta paveldimi požymiai. Dėl šio paveldimų požymių kitimo, veikiant aplinkai ir vykstant atrankai, istoriniam gyvosios gamtos vystymuisi, susidarė dabartinis gyvų organizmų rūšių įvairumas, kuris ir toliau kinta, kintant aplinkai. Mičiurininė genetika neneigia chromosomų, kaip ir visų kitų ląstelės dalių. Bet ji nepripažįsta, kad paveldimumas susijęs vien su chromosomomis ir kad jis nekinta, veikiant aplinkai. Materialinį paveldimumo substratą sudaro visa gyvo organizmo gyvoji medžiaga, visa kiekvienos ląstelės gyvoji medžiaga, o ne vien chromosomos, ir visa ši medžiaga kinta, kintant aplinkai. Išorinės aplinkos sąlygų poveikiai, asimiliuoti organizme per eilę pirmesnių jo kartų, sudaro šio organizmo paveldimus požymius, kuriais remdamasis organizmas reikalauja savo egzistavimui tam tikrų aplinkos sąlygų ir į tam tikras sąlygas tam tikru būdu reaguoja.

Žmogaus apvaisinimas, stebėtas in vitro, iš esmės vyksta taip pat, kaip ir kitų žinduolių.

Subrendusios lytinės ląstelės išskiria medžiagas, vadinamas gamonais. Jūros ežių ir daugelio jūros gyvūnų gamonai jau yra ištirti. Todėl manoma, kad ir kitų stuburinių gyvūnų ir žmogaus lytinės ląstelės tikriausia turi gamonus.

Subrendęs jūros ežio kiaušinis išskiria du gamonus: ginogamoną I, kuris aktyvuoja spermatozoidus ir juos chemotaksiškai traukia, tuo padėdamas spermatozoidams lengviau pasiekti kiaušinį, ir ginogamoną II, kuris randamas jūros ežio kiaušinį supančiame pusiau skystame dangale. Ginogamonas II stabdo svetimos rūšies spermatozoidų judesius ir dėl to kliudo skirtingų rūšių apvaisinimui. Jis, be to, sukelia tos pat rūšies spermatozoidų agliutinaciją.

Subrendę jūros ežio spermatozoidai irgi išskiria du gamonus: androgamoną I, neutralizuojantį spermatozoidus aktyvuojančio ginogamono I veikimą ir tuom, gal būt, prailginantį spermatozoidų amžių, leidžiantį jiems ilgiau išlaikyti apvaisinimo galią, ir androgamoną II — ginogamono II antagonistą. Androgamonas II, neutralizuodamas ginogamono II veikimą, palengvina spermatozoido įėjimą į kiaušinį. Cheminiu atžvilgiu jūros ežio gamonai yra naftolchinono junginiai.

Apvaisinimo procesui turi įtakos įvairios sąlygos. Todėl ir apvaisinimo kliūčių gali būti labai daug. Apvaisinimas gali neįvykti, jei skaidrusis dangalas perdaug storas arba jei dėl kokių nors priežasčių neįvyksta antrasis ovocito brendimo skilimas. Kai nėra reikiamų gamonų santykių arba kai spermatozoidai per vėlai pasiekia antros eilės ovocitą, tada irgi neapvaisinama.

Apvaisinimo metu į daugelio gyvūnų kiaušinį įeina tik vienas spermatozoidas. Po to kiaušinio citoplazmos išskirtas kiaušinio paviršiuje skysčio sluoksnis neįleidžia daugiau spermatozoidų.

Prieš apvaisinimą kiaušinį mechaniškai sukračius arba paveikus narkotikais, nikotinu ar strichninu, jo citoplazma taip pasikeičia, kad į kiaušinį gali įeiti ir keletas spermatozoidų. Tačiau kelių spermatozoidų apvaisintas kiaušinis arba visai nesivysto, arba prasidėjęs jo vystymasis greit sustoja.

Ryklių, uodeguotųjų varliagyvių, roplių ir paukščių daug trynio turinčiuose kiaušiniuose trynys kliudo spermatozoidams įeiti į citoplazmą. Todėl apvaisinimo metu į tokius kiaušinius įeina iš karto daug spermatozoidų (fiziologinė polispermija). Tačiau tolesniame apvaisinimo procese tokiame kiaušinyje dalyvauja tik vienas iš į jį įėjusių spermatozoidų (polisperminė impregnacija, bet monosperminė kopuliacija).

Apskritažiomenių, kaulingųjų žuvų ir beuodegių varliagyvių daug trynio turintieji kiaušiniai savo paviršiuje turi laisvą nuo trynio kiaušinio citoplazmos dalį, mikropilę, pro kurią įeina į kiaušinį tik vienas spermatozoidas.

Kai kurių bestuburių gyvūnų, pavyzdžiui kai kurių vėželių, vabzdžių, subrendęs kiaušinis ir neapvaisintas gali pradėti norma-

liai vystytis ir duoti pradžią naujam organizmui (f i z i o l o g i n ė p a r t e n o g e n e z ė).

Tačiau ir tokie kiaušiniai, kurie paprastai vystosi tik apvaisinti, dirbtinai gali būti sužadinti vystytis, jų neapvaisinus (e k s p e r i m e n t i n ė p a r t e n o g e n e z ė).

Stuburinių gyvūnų kiaušiniuose tik apvaisinimas duoda pradžią naujo organizmo vystymuisi. Tačiau ir jų kiaušinį galima dirbtinai sužadinti vystytis neapvaisinus, keičiant jo aplinkos temperatūrą ir veikiant jį silpnais įvairių rūgščių (sviesto, acto, pieno, druskos) ir druskų (kalio chloridas, natrio chloridas, magnio chloridas) tirpalais. Toks eksperimentas pavyko su varlės kiaušiniais. Tačiau taip išsivysčiusiame naujame organizme nesivysto lytinės ląstelės, jis lieka nevaisingas.

Iš kitos pusės, sunaikinus ir pašalinus kiaušinio branduolį, likusi tik kiaušinio citoplazma gali jungtis su spermatozoidu; iš tokio susijungimo kurį laiką gali vystytis naujas organizmas.

Dėl susijungusių apvaisinimo metu kiaušinio ir spermatozoido tarpusavio veikimo apvaisintame kiaušinyje pagyvėja oksidacijos-redukcijos reiškiniai (kvėpavimas). Tokiame kiaušinyje padidėja citoplazmos laidumas, viskoziškumas, jos lipoidų hidrofilija, padaugėja gliutationo kiekis.

Daryta keletas šimtų bandymų, norint paskatinti vystytis neapvaisintą triušės kiaušinį. Tačiau ligi šiol gauti pavieniai tokio vystymosi atsitikimai yra labai abejotini. Mat, žinduolių kiaušinio antrasis brendimo skilimas įvyksta tik spermatozoidui įėjus į antros eilės ovocitą. Jei spermatozoidas neįeina, tai antros eilės ovocitas žūva, neperėjęs į subrendusio kiaušinio stadiją. Tuo būdu neapvaisintas žinduolių kiaušinis ne tik nesivysto, bet ir nesubręsta.

II skyrius

BLASTOGENEZĖ

Žmogaus ankstyvo embrioninio vystymosi laikotarpiu kartojasi jo protėvių kūno struktūros formos, kitaip tariant žmogaus istorinio vystymosi formos. Ankstyvosiose žmogaus embriono vystymosi stadijose nervinio vamzdelio užuomazgos, nugaros stygos ir žiaunų plyšių susidarymas, daugelio organų užuomazgų išsidėstymas abiejose kūno pusėse būdinga visiems stuburiniams gyvūnams. Todėl, norint geriau suprasti ankstyvąjį žmogaus embrioninio vystymosi laikotarpį, reikia trumpai peržvelgti ankstyvąsias kitų stuburinių gyvūnų vystymosi stadijas — blastogenezę.

Daugelio gyvūnų kiaušinyje nevienodai išsidėstęs trynys, todėl tam tikru būdu pasiskirsčiusi citoplazma ir tam tikroje vietoje yra branduolys. Į tai atsižvelgiant, apvaisinto kiaušinio paviršiuje įsidėmimos atskiros kiaušinio dalys. Kadangi vėliau segmentacijos metu apvaisinto kiaušinio masė ne auga, o tik skyla į vis didesnį ir vis mažesnių ląstelių skaičių, tai ir segmentacijos pabaigoje susidariusioje gemalo formoje (moruloje, blastuloje) galima kreipti dėmesį į tam tikras sritis atitinkančias tam tikras apvaisinto kiaušinio dalis. Vėliau sekama, iš kurių besidauginančių ankstyvesnės gemalo stadijos ląstelių grupių susidarys vienos ar kitos besivystančio organizmo dalys. Išeinant iš tokių tyrimų, grįžtama atgal prie apvaisinto kiaušinio, ir jau ankstyviausiose gemalo vystymosi stadijose ar net apvaisintame kiaušinyje numatomos tos vietos, iš kurių vėliau vystysis atitinkami organai ir audiniai. Tokios anksti numatytos vietos vadinamos p r e s u m p t y v i n ė m i s (iš lotynų kalbos žodžio *praesumptio* — numatymas). Čia lengvai galima nuslysti į preformizmą, klaidingai galvojant, kad tam tikros apvaisinto kiaušinio vietos jau sudaro vienų ar kitų būsimų organų užuomazgas. Taip pat čia netoli ir nuo mechanicizmo, klaidingai teigiant, kad iš pirmųjų tam tikrų gemalo ląstelių toliau jau mechaniškai vystosi atitinkami organai. Apvaisintas kiaušinis yra vieningas biologinis vienetas su vieninga visos jo

citoplazmos medžiagų apykaita ir vienu branduoliu. Vėliau iš tokio kiaušinio išsivysčiusios ląstelės susiskirsto į rūšis, diferencijuojasi, nes joms susidaro skirtingos vystymosi sąlygos (pvz., vienose lieka trynio daugiau, kitose — mažiau, vienos lieka gemalo viduje, kitos — išorėje), ir pasireiškia istorinio vystymosi eigoje, veikiant tam tikroms aplinkos sąlygoms, atsiradusi tam tikra vystymosi kryptis — paveldimumas.

TRUMPOS PALYGINAMOSIOS ŽINIOS APIE KAI KURIŲ CHORDINIŲ GYVŪNŲ ANKSTYVĄSIAS EMBRIONINIO VYSTYMOSI STADIJAS

IEŠMUTIS *(AMPHIOXUS LANCEOLATUS)*

Iš chordinių gyvūnų iešmučio, kaip bekaukolių tipo atstovo, embrioninis vystymasis gana paprastas. Vėliau evoliucijos eigoje stuburinių gyvūnų ir žmogaus embrioninis vystymasis darėsi vis sudėtingesnis. Todėl palyginamoji stuburinių gyvūnų ir žmogaus embriologija dažnai pradedama nuo iešmučio vystymosi.

Iešmučio vystymąsi pirmasis nuodugniai ištyrė ir aprašė A. Kovalevskis (1865). Vėliau šie duomenys buvo papildyti kitų autorių tyrimais.

Apvaisinimas išorinis (vandenyje). Kiaušinis turi mažai trynio, kuris beveik vienodai pasiskirstęs jo citoplazmoje. Tik nežymiai daugiau trynio ir stambesni jo grūdai yra vegetaciniame kiaušinio poliuje. Branduolys kiek arčiau animalinio kiaušinio poliaus. Spermatozoidas įsiskverbia į kiaušinį netoli pusiaujo vegetacinėje kiaušinio dalyje, iš bet kurios pusės. Toje vietoje susikoncentruoja paviršinė, smulkiagrūdė, be trynio, kiaušinio citoplazma ir sudaro grūdėtą pusmėnulį. Dabar jau galima numatyti bilateralinę embriono simetriją, nes toje kiaušinio pusėje, kur įsiskverbė spermatozoidas, vėliau vystysis ventralinė kūno dalis, o priešingoje — dorsalinė.

Pirmoji apvaisinto kiaušinio skilimo vaga eina nuo animalinio poliaus link vegetacinio, ir jos plokštuma — dorsoventraline kryptimi. Atskyrus pirmąsias dvi ląsteles, blastomeras, iš kiekvienos jų išsivysto visas embrionas, tik pusiau mažesnis. Antroji skilimo vaga eina statmenai pirmosios vagos plokštumai, bet taip pat išilgai — nuo animalinio poliaus link vegetacinio. Jeigu atskiriamos po šio skilimo susidariusios jau keturios ląstelės, tai iš kiekvienos jų vystosi embrionai su žymiais trūkumais. Daugėjant ląstelių skaičiui ir pasiskirstant joms darbą, kiekvienai iš jų tenka juo toliau, tuo siauresnė funkcija.

Trečia skilimo vaga eina skersai pirmųjų dviejų, ląstelės pusiaujo kryptimi, bet arčiau animalinio poliaus. Todėl po šio skilimo animalinio poliaus ląstelės mažesnės, negu vegetacinio.

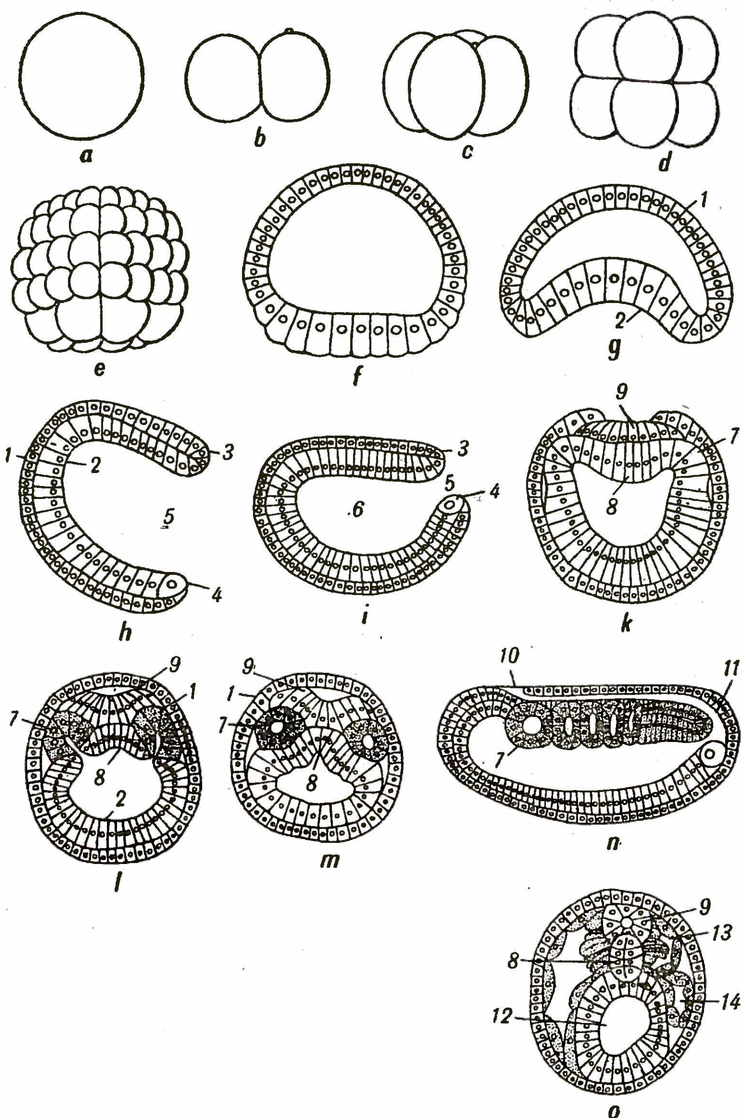
Tolesnių skilimų metu kartojasi meridianinės ir skersinės skilimo vagos. Kiekvieną kartą skylant susidaro vis mažesnės ląstelės (nes po skilimo jos neauga), ir tai vyksta tol, kol atsiranda ląstelių kamuolėlis — m o r u l a (8 pav.). Savo masės kiekiu ji beveik lygi to apvaisinto kiaušinio masės kiekiui, iš kurio ji išsivystė. Todėl apvaisinto kiaušinio skilimas iki morulos stadijos vadinamas s e g m e n t a c i j a, nes tuo metu apvaisintas kiaušinis lyg skyla į vis mažesnius segmentus — naujas ląsteles, kurios segmentacijos metu vadinamos b l a s t o m e r o m i s. Kadangi vegetaciniame poliuje dėl ten esančio didesnio trynio kiekio skilimas vyksta kiek lėčiau, tai morulos vegetacinio galo ląstelės yra didesnės.

Daugėjant morulos ląstelių skaičiui, viduryje susidaro ertmė, nes ląstelės traukiasi į morulos pakraščius. Šią ertmę užpildo skystis, kuris atsiranda tarp blastomerų jau segmentacijos pradžioje. Iki 16 ląstelių stadijos morulos ląstelės apskritos ir tarp jų lieka plyšiai, nukreipti link morulos vidaus. Vėliau ląstelės tarpusavy susiglaudžia ir tarpai išnyksta. Susidarius morulos viduje ertmei, gemalas tampa vienasluoksne pūslele — b l a s t u l a; pastarosios sienelę sudarantis vienas ląstelių sluoksnis, vadinamas b l a s t o d e r m a, o skysčiu užpildyta ertmė — b l a s t o c e l e. Blastulos animalinę pusę sudaro mažesnės ląstelės, vegetacinę — didesnės; tarp jų ties blastulos viduriu esanti ląstelių juosta sudaro tarpinę zoną.

Vėliau prasideda g a s t r u l i a c i j a. Iešmučio gastruliacijos pradžioje blastulos vegetacinis polius vis labiau įdumba, kol pagaliau blastulos ertmė išnyksta ir vegetacinio poliaus ląstelių sluoksnis iš vidaus prisiglaudžia prie animalinio poliaus ląstelių sluoksnio. Taip embrionas iš blastulos formos pereina į dvisluoksnės taurės formą, vadinamą g a s t r u l a. Išorinis ankstyvos gastrulos ląstelių sluoksnis, susidaręs iš blastulos animalinio poliaus ląstelių, vadinamas p i r m i n e e k t o d e r m a, vidinis, susidaręs iš įlinkusių vegetacinio poliaus ląstelių, vadinamas p i r m i n e e n t o d e r m a. Gastrulos ertmė vadinama g a s t r o c e l e, o įėjimo į ją anga — b l a s t o p o r u. Kai kurie autoriai (S. Ščelkunovas, A. Knorė) gastrocelę jau vadina pirmine žarna, o pirminę žarną — antrine. Tačiau iš gastrocelės sienelės, kaip toliau matysime, vėliau vystosi ne vien žarna. Ten, kur yra gastrulos anga, vėliau vystosi užpakalinis embriono galas, o priešingoje blastoporui gastrulos pusėje — galvinis.

Gastrula pamažu ilgėja, vienas jos šonas suplokštėja. Šis šonas vėliau liks dorsaline embriono puse, todėl nuo dabar jau jį galima vadinti dorsaline gastrulos puse. Priešinga gastrulos pusė yra ventralinė. Tuo būdu susidarius gastrulai, jau pasidaro aišku, kur bus kuris embriono galas ir kur kuris šonas.

Blastoporo kraštai vadinami lūpomis. Skiriama dorsalinė, ventralinė ir šoninės b l a s t o p o r o l ū p o s. Lūpos sudaro lyg perėjimą iš išorinio gastrulos lapelio — pirminės ektodermos,



8 pav. Iešmučio ankstyvosios vystymosi stadijos (A. Zavarzinas)

a — kiaušinis; *b*, *c*, *d* — 2, 4 ir 8 blastomerų gemalas; *e* — morula; *f* — blastula; *g*, *h* — gastruliacija; *i* — gastrulos išilginis piūvis; *k* — gemalo skersinis piūvis gastruliacijos pabaigoje; *l*, *m* — gemalo skersinis piūvis mezodermos vystymosi pradžioje; *n* — gemalo išilginis piūvis mezodermos vystymosi pradžioje; *o* — gemalo skersnis piūvis: *1* — ektoderma; *2* — entoderma; *3* — dorsalinė blastoporo lūpa; *4* — ventralinė blastoporo lūpa; *5* — blastoporas; *6* — gastrocelė; *7* — mezoderma; *8* — nugaros styga (chorda dorsalis); *9* — nervinė plokštelė ir nervinis vamzdelis; *10* — užpakalinė nervinio vamzdelio anga (užpakalinis neuroporas); *11* — canalis neuroentericus; *12* — žarna; *13* — dorsalinė mezoderma; *14* — ventralinė mezoderma

į vidinį gastrulos lapelį — pirminę entodermą. Esant embrionui blastulos stadijoje, šios, būsimos gastrulos blastoporo lūpų, ląstelės sudarė tarpinę zoną tarp animalinio ir vegetacinio poliaus ląstelių. Ankstyvoje gastrulos vystymosi stadijoje dorsalinės blastoporo lūpos 2—3 ląstelių eilės, užlinkstančios į gastrulos vidų pirminės entodermos link, sudaro n u g a r o s s t y g o s u ž u o m a z g ą. Šių ląstelių eilių tęsinys, kitos 2—3 blastoporo dorsalinės lūpos ląstelių eilės, užlinkstančios į gastrulos išorę pirminės ektodermos link, sudaro n e r v ų s i s t e m o s u ž u o m a z g ą, kuri ilgėdama vėliau sudaro n e r v i n ę p l o k š t e l ę.

Ankstyvos gastrulos blastoporo ventralinės lūpos ir šoninių lūpų ląstelės sudaro m e z o d e r m o s u ž u o m a z g ą.

Gastruliacijos metu vyksta aukščiau minėtų užuomazgų ląstelių persikėlimas į atitinkamas būsimų embriono organų užuomazgų vietas. Aukštesniųjų stuburinių gyvūnų ir žmogaus embrioniniame vystymesi (gastruliacijos metu) gastrula nesusidaro, bet tuo metu tam tikros ląstelių grupės irgi persikelia į atitinkamas būsimų embriono organų užuomazgų vietas. Todėl terminas gastruliacija dabar taikomas ne gastrulos susidarymui, bet kaip tik šiam ląstelių grupių persikėlimui.

Mezodermos užuomazga, gastruliacijos metu, gyvai besidauginant jos ląstelėms, užlinksta į gastrulos vidų ir dviem siaurais ruožais nugaros stygos užuomazgos šonais įeina į pirminės entodermos dorsalinę dalį. Blastulos vegetacinio poliaus ląstelės, kurios gastruliacijos pradžioje linko į blastulos vidų, gastruliacijos eigoje yra nustumiamos ventraliai ir sudaro tik ventralinę pirminės entodermos pusę.

Vadinasi, iešmučio gastrulos pirminę ektodermą sudaro nervinės plokštelės užuomazga, n e u r o e k t o d e r m a, ir likusi ektoderma, kuri vėliau, neuroektodermai nuo jos atsiskyrus, bus a n t r i n ė e k t o d e r m a arba tiesiog — ektoderma. Iešmučio gastrulos pirminę entodermą dorsalinėje pusėje sudaro nugaros stygos užuomazga, jos šonuose — mezodermos užuomazgos, o ventralinėje pusėje — buvusios blastulos vegetacinio poliaus ląstelės, kurios vėliau sudarys a n t r i n ę e n t o d e r m ą arba tiesiog — entodermą.

Paskui mezodermos užuomazgos pradeda įlinkti ektodermos kryptimi ir nugaros stygos šonuose sudaro pailgas link ektodermos įlinkusias gilias vagas, kišenes. Toliau šių pailgų mezodermos kišenių kraštai susijungia, jos atsiskiria nuo entodermos ir tarp ektodermos ir entodermos, nugaros stygos užuomazgos šonuose, sudaro uždarus pailgus mezodermos maišus. Tačiau, jau atsiskiriant nuo entodermos, šie mezodermos maišai pradeda skaidytis skersinėmis sąsmaukomis į m e z o d e r m o s s e g m e n t u s. Tuo metu nugaros stygos užuomazga, atsiskiriant nuo jos mezodermai, dorsalinėje embriono pusėje tarp abiejų mezodermos kišenių sudaro ilgą ląstelių ruožą — n u g a r o s s t y g ą *(chorda dorsalis)*.

Atsiskyrus iš pirminės entodermos mezodermai ir nugaros stygai, likusi ventralinė pirminės entodermos dalis, sudaranti antrinę entodermą ir esanti po nugaros styga, suartėjusi savo kraštais, susijungia ir sudaro pirminę žarną. Tačiau priekiniai mezodermos ir nugaros stygos galai tuo metu dar lieka susijungę su priekiniu pirminės žarnos galu. Užpakalinio pirminės žarnos galo anga atsiveria į blastoporą.

Nervinė plokštelė pradeda įlinkti embriono vidaus kryptimi ir sudaro nervinę vagelę. Vėliau šios vagelės kraštai suartėja, atsiskiria nuo ektodermos, suauga ir tuo būdu iš nervinės vagelės išsivysto nervinis vamzdelis. Ektoderma susijungia atsipalaidavusiais nuo nervinio vamzdelio kraštais ir nervinis vamzdelis lieka po ektoderma ties nugaros styga. Užpakalinis nervinės plokštelės galas iš pradžių rėmėsi į blastoporą. Vėliau, susidarant iš nervinės plokštelės nervinei vagelei, pastarosios užpakalinis galas užsibaigė irgi į blastoporą. Susidarant iš nervinės vagelės nerviniam vamzdeliui šio vamzdelio užpakalinis galas apsupo blastoporą ir į jį atsivėrė. Tuo metu į blastoporą atsiveria užpakalinis pirminės žarnos galas ir užpakalinis nervinio vamzdelio galas. Vadinasi, blastoporas tampa nerviniu žarnos kanalu *(canalis neurentericus)*. Vėliau šis kanalas užsidaro, išnyksta.

Pirmiausia iš galvinio mezodermos maišų galo susidaro trečia, ketvirta ir penkta mezodermos segmentų poros. Po to iš entodermos, esančios prieš mezodermos maišų galvinius galus, kaip šoninės kišenės atsiranda antrieji mezodermos segmentai (P. Ivanovas). Dar vėliau iš tos pat entodermos vystosi pirmoji mezodermos segmentų pora. Tuo būdu pirmoji ir antroji mezodermos segmentų pora vystosi vėliau negu trečioji, ketvirtoji bei penktoji ir jau ne iš mezodermos užuomazgos, bet iš entodermos. Pirmoji ir antroji mezodermos segmentų pora lieka nepersiskyrusi į dorsalinę ir ventralinę dalis. Kitos segmentų poros vėliau skaidosi į dorsalinę segmento dalį — somitą — ir ventralinę — splanchnotomą. Pastarosioms susijungus tarpusavyje, jų ertmės sudaro po vieną ertmę vienoje ir kitoje kūno pusėje. Vėliau šios abi splanchnotomų ertmės ventralinėje pusėje susijungia ir sudaro vieną ertmę — celomą, kūno ertmę.

Pirmoji ir antroji mezodermos segmentų poros vystosi iškart kaip savarankiški segmentai. Vystantis likusiems (pradedant trečiuoju), iškart susidaro kaip vienas mezodermos maišas, vienas segmentas, vienoje ir kitoje kūno pusėje, o tik vėliau šie mezodermos maišai dalosi į segmentus. Taigi iešmučio embrionas pradžioje turi tris segmentų poras ir tuo primena trisegmentinę chordinių gyvūnų pirmtakų (Enteropneusta) lervos formą. Todėl pirmasis ir antrasis segmentai vadinami lerviniais, o visi kiti, išsivystantieji iš trečiojo segmento, — postlerviniais.

Žuvų klasės kremzlinių ir kaulinių ganoidų (Chondrostei ir Holostei), riešapelekių (Crossopterygii) ir dvikvapių (Dipnoi)

vystymosi ankstyvosios stadijos panašios į iešmučio vystymosi ankstyvąsias stadijas, nors kiaušiniai telolecitaliniai, bet holoblastiniai; segmentacija pilna, nelygi.

Pereinant evoliucijos eigoje iš žuvų į varliagyvius arba amfibijas, ir pas varliagyvius pasiliko telolecitaliniai, bet dar holoblastiniai kiaušiniai, pilna ir nelygi segmentacija. Tik evoliucijos eigoje pereinant iš varliagyvių į roplius, jau žymiai daugiau trynio turintieji telolecitaliniai roplių kiaušiniai tapo meroblastiniais, o segmentacija — dalinė, diskinė. Tas pat yra ir su paukščių kiaušiniais.

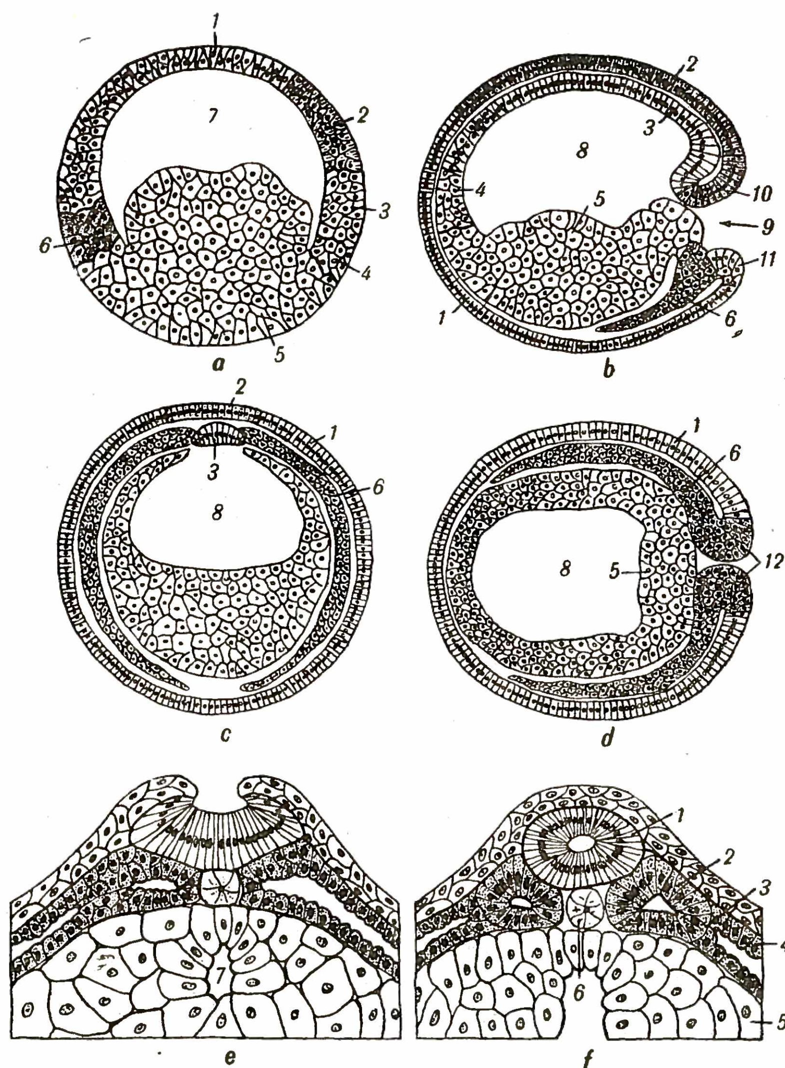
Tačiau ir plyšiažiaunių (Elasmobranchii) bei kaulingųjų žuvų (Teleostei), sudarančių šoninę žuvų evoliucijos šaką, kiaušiniai yra meroblastiniai ir segmentacija dalinė, diskinė. Vadinasi, ankstyvosios plyšiažiaunių ir kaulingųjų žuvų vystymosi stadijos labiau negu varliagyvių panašios į roplių ir paukščių ankstyvąsias vystymosi stadijas.

VARLIAGYVIŲ, ARBA AMFIBIJŲ, ATSTOVAS — VARLĖ *(RANA TEMPORARIA)*

Kiaušinis telolecitalinis. Apvaisinimas išorinis (vandenyje). Didesnis, animalinis, kiaušinio polius tamsus, mažesnis, vegetacinis, turintis žymiai daugiau trynio, — šviesus. Iš kiaušinio išsivystančio embriono galvinis galas vėliau vystosi ten, kur yra kiaušinio animalinis polius.

Apvaisinto kiaušinio segmentacija pilna. Tačiau, pradedant aštuonių blastomerų stadija, dalijimasis vegetaciniame poliuje vėluoja, atsilieka nuo dalijimosi animaliniame poliuje (9 pav.). Todėl morulos stadijoje vegetacinio poliaus ląstelės didesnės negu animalinio. Tik pradedant susidaryti morulai, jos ląstelės skirstosi į pasienius, o viduje susidaro skysčiu užpildyta ertmė. Taip iš morulos formos gemalas pereina į blastulos formą. Varliagyvių blastula daugiasluoksnė, vegetaciniame poliuje žymiai storesnė negu animaliniame. Stambios tryniu apkrautos vegetacinio poliaus ląstelės, išsidėsčiusios daugeliu sluoksnių, žymiai sumažina blastulos ertmę — blastocelę.

Prasidedant gastruliacijai, viename blastulos šone arti vegetacinio poliaus susidaro blastulos animalinio poliaus sienelės raukšlė į išorę. Po šia raukšle blastulos sienelė kiek įdumba į blastocelę. Toliau ši raukšlė, vadinama a u g i m o l ū p a, plinta į šonus aplink visą vegetacinį blastulos polių ir, augdama pirmyn, vis labiau apgaubia iš visų pusių šį polių. Vegetacinis blastulos polius tokiu būdu vis giliau užsilieka blastulos ertmės viduje, kol pagaliau blastulos ertmė visai išnyksta ir susidaro dvisluoksnė gastrula. Visas išorinis gastrulos lapelis — ektoderma — išsivysto iš blastulos animalinio poliaus ląstelių. Vidinis gastrulos lapelis — entoderma — dorsalinėje gastrulos pusėje išsivysto iš blastulos animalinio poliaus tų ląstelių, kurios,



9 pav. Amfibijų ankstyvosios vystymosi stadijos (S. Ščelkunovas)

a — sagitalinis blastulos piūvis: *1, 2, 3, 4* — animalinio blastulos poliaus sienelė; *5* — vegetacinis blastulos polius; *6* — riba tarp animalinio ir vegetacinio blastulos polių; *7* — blastulos ertmė; *b* — sagitalinis gastrulos piūvis: *1, 2* — ektoderma; *3, 4, 5* — entoderma; *6* — mezodermos užuomazga; *8* — gastrulos ertmė (gastrocelė); *9* — blastoporas; *10* — dorsalinė blastoporo lūpa; *11* — ventralinė blastoporo lūpa; *c* — skersinis gastrulos piūvis; *d* — frontalinis gastrulos piūvis: *1—11* skaitmenų reikšmė ta pati kaip ir *b*; *12* — šoninės blastoporo lūpos; *e, f* — skersiniai gemalo piūviai: *1* — nervinis vamzdelis; *2* — mezodermos segmentas; *3* — mezodermos segmento kojytė; *4* — ventralinė nesegmentuota mezoderma; *5* — entoderma; *6* — nugaros styga; *7* — žarnos ertmė

blastulos animalinio poliaus raukšlei apaugant vegetacinį polių, sudaro šios raukšlės vidinį lapelį, o ventralinėje pusėje, dugne,— iš blastulos vegetacinio poliaus.

Gastruliacijai baigiantis, gastrulos dorsalinės sienelės entodermoje susidaro nugaros stygos užuomazga. Nugaros stygos šonuose iš blastoporo kraštų pirmyn, galvinio galo link, įsiterpusi tarp ektodermos ir entodermos, auga mezoderma.

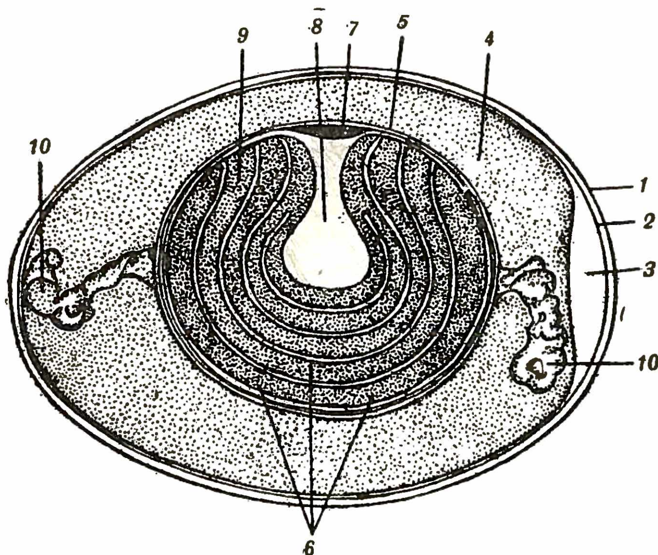
Nugaros stygai išsiskyrus iš entodermos, likusi entoderma susijungia ir po nugaros styga sudaro pirminę žarną. Besivystanti mezoderma abiejose nugaros stygos pusėse dorsaliniais kraštais priartėja prie nugaros stygos. Ventraliniai mezodermos kraštai, iš pradžių laisvi, vėliau, beaugdami ventraliai, iš abiejų pirminės žarnos pusių, susijungia ventralinėje pirminės žarnos pusėje. Dorsalinėje pusėje, virš nugaros stygos, iš ektodermos susidaro nervinė plokštelė ir jos šonuose į išorę iškilę n e r v i n i a i k r a n t e l i a i. Vėliau iš nervinės plokštelės formuojasi nervinė vagelė ir dar vėliau, susijungiant jos kraštams, — nervinis vamzdelis. Nerviniai kranteliai sudaro dorsaliai ir lateraliai nuo nervinio vamzdelio g a n g l i n e s p l o k š t e l e s, kurios iš dorsalinės pusės padengtos kūno paviršiaus ektoderma. Susidarant lateraliai nuo nugaros stygos pusės į mezodermą einančioms gilioms vagoms, sąsmaukoms, dorsalinė mezodermos dalis skyla į s e g m e n t u s, arba s o m i t u s. Lateraliai segmentai pereina į suplonėjusias jų dalis — s e g m e n t ų k o j y t e s. Dar lateraliau segmentų kojytės pereina į nesegmentuotą mezodermos dalį, kuri suskyla į vidinį lapelį, apsupantį pirminę žarną, vadinamą s p l a n c h n o p l e u r a, ir išorinį, esantį prie ektodermos, vadinamą s o m a t o p l e u r a. Tarp splanchnopleuros ir somatopleuros vystosi ertmė, vadinama celomu. Pirmieji du, lerviniai, mezodermos segmentai, skirtingai nuo visų kitų, savo šonuose neturi nei mezodermos segmentų kojyčių, nei nesegmentuotos mezodermos.

VIŠČIUKAS — PAUKŠČIŲ ATSTOVAS

Vištos, kaip ir visų kitų paukščių bei roplių, kiaušinis, patekęs po ovuliacijos iš kiaušidės į kiaušintakį, turi labai daug trynio. Citoplazminis, be trynio, animalinis, kiaušinio polius labai mažutis, sudaro ant trynio šviesią dėmelę. Po šia citoplazmine dalimi, turinčia branduolį, yra baltojo trynio didesnis kiekis, ruožu einantis gilyn į kiaušinį ir vadinamas l a t e b r a. Po citoplazmine kiaušinio dalimi aplink latebrą sluoksniais išsidėstęs b a l t a s i s ir g e l t o n a s i s t r y n y s (10 pav.). Trynį sudaro įvairaus dydžio granulės, apsuptos baltymą turinčiu kiaušininiu citoplazmos skysčiu. Stambesnės šių granulių vadinamos t r y n i o r u t u l i a i s. Geltonojo trynio rutuliai stambesni, turi daugiau riebalų ir smulkiagrūdę struktūrą. Baltojo trynio rutuliai centre turi vieną ar keletą kompaktiškesnių grūdų ir aplink juos homogenišką sluoksnį.

Apvaisinimas vidinis (kiaušintakyje). Apvaisinimo pradžioje į kiaušinį įsiskverbia paprastai keletas spermatozoidų, bet apvaisina tik vienas.

Apvaisinto kiaušinio segmentacija dalinė, diskinė. Segmentacijos metu dalijasi tik mažutė animalinė, citoplazminė, kiaušinio dalis, visa likusi didžiulė kiaušinio dalis, užpildyta tryniu, lieka neskilusi. Pirmųjų skilimų plokštumos eina statmenai kiaušinio paviršiui. Pirmųjų dviejų skilimų vagos eina statmenai viena antrai,

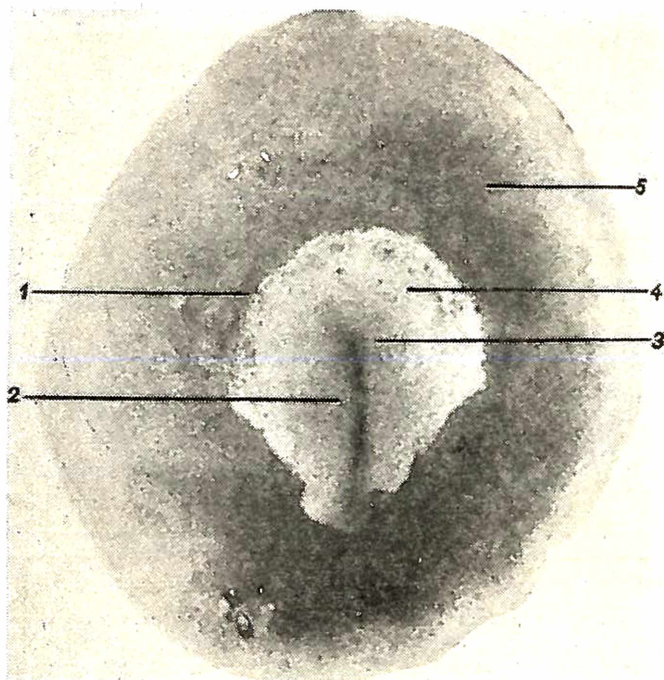


10 pav. Vištos kiaušinio išilginis piūvis (M. Korningas)
1 — kevalas; *2* — pakevalinės plėvelės; *3* — oro kamera; *4* — baltymas; *5* — trynio plėvelė; *6* — trynys; *7* — gemalinis diskas; *8* — baltasis trynys; *9* — geltonasis trynys; *10* — vytuliai

o toliau kiaušinis skyla įvairiomis kryptimis. Pradžioje dalijasi tik citoplazminės, animalinės, kiaušinio dalies centras, o kraštai nesidalija. Vėliau segmentacija pasiekia ir citoplazminės kiaušinio dalies kraštus. Pirmųjų skilimų metu susidarančios ląstelės lieka neatsiribojusios nuo po jomis esančios neskylančios kiaušinio medžiagos. Tik nuo penktojo skilimo prasideda skilimai, lygiagretūs kiaušinio paviršiui, tangencialiniai, su kuriais jau pradeda atsiskirti susidarančios blastomeros nuo likusios neskylančios kiaušinio dalies. Segmentacijos metu nuolat yra nepilnai nuo trynio atsiskyrusių ląstelių, kurios vėliau atsiskiria.

Kai kurie nuo trynio dar neatsiribojusių ląstelių branduoliai ir apvaisinimo metu į trynį įsibrovusių spermatozoidų branduoliai, nuklydę į trynio masę, sudaro ten klajojančius branduolius, m e r o c i t u s. Manoma, kad merocitai palengvina gemalui panaudoti trynio masę savo audinių maitinimui.

Vykstant segmentacijai, iš citoplazminės, animalinės kiaušinio dalies susidaro ląstelių sluoksnis, gulintis ant didžiulės likusios neskilusios kiaušinio dalies, užpildytos tryniu, vadinamas b l a s t o d i s k u. Jo kraštuose ir po juo susidaro vis naujos ląstelės, kurios iš pradžių yra neatsiskyrusios nuo likusios neskylančios kiaušinio masės, o vėliau — atsiskiria. Paviršinės blastodisko ląstelės sudaro vieną sluoksnį, o po juo puriai išsidėsto vėliau nuo



11 pav. Vištos gemalo blastodiskas (Z. Falinas)
1 — embrioninis skydas; *2* — pirminis ruožas; *3* — pirminis mazgas; *4* — šviesusis laukas; *5* — tamsusis laukas

likusios neskylančios kiaušinio dalies atsiskyrusios ląstelės. Po blastodisku susidaro skysčiu užpildyta p a g e m a l i n ė e r t m ė, atitinkanti iešmučio ir varliagyvių blastulos ertmę. Jos sieneles iš kiaušinio paviršiaus pusės sudaro balstodiskas, o iš likusios neskilusio kiaušinio pusės — neskilusio kiaušinio masė. Todėl tokia gemalo stadija vadinama d i s k o b l a s t u l a. Besidauginančios ląstelės užslenka ant tryniu užpildytos neskylančios kiaušinio dalies, vadinamos tiesiog t r y n i u. Tada blastodisko centras, gulintis ant skysčių užpildytos pagemalinės ertmės, sudaro š v i e s ų j į l a u k ą (*area pellucida*), o ant trynio užslinkę blastodisko kraštai aplink šį šviesųjį lauką sudaro t a m s ų j į l a u k ą (*area opaca*) (11 pav.).

Vištos kiaušinis praeina segmentaciją, keliaudamas kiaušintakiu link kloakos. Šiame kelyje kiaušinio paviršiuje susikaupia kiaušintakio baltyminių liaukų išskiriamo baltymo sluoksnis, virš kurio išsivysto dvi pakevalinės plėvelės; tarp jų viename kiaušinio gale lieka oro kamera. Virš pakevalinių plėvelių susidaro kietas kiaušinio lukštas, kevalas. Nuo kiaušinio paviršiaus priešingų polių per baltymą eina ir prie vidinės pakevalinės plėvelės prisitvirtina vingiuoti raiščiai — vytuliai (10 pav.). Toks pasidengęs baltymu, pakevalinėmis plėvelėmis ir kevalu kiaušinis išeina iš kloakos į išorę, t. y. padedamas. Tikrumoje vištos ir kitų paukščių kiaušinis yra tiktai ta dalis, kurią padėtame kiaušinyje vadiname tryniu. Padėto kiaušinio baltymas, pakevalinės plėvelės ir kevalas tai ne kiaušinio dalys, o tik jo dangalai.

Padėtame apvaisintame vištos kiaušinyje segmentacija jau užsibaigusi ir trynio paviršiuje jau yra daugiasluoksnis blastodiskas su po juo susidariusia skysčiu užpildyta pagemaline ertme, o kartais jau prasidėjęs ir entodermos susidarymas. Entodermos susidarymu prasideda gastruliacija. Entoderma susidaro, atsiskiriant nuo blastodisko paviršiaus ląstelių sluoksnio link pagemalinės ertmės daugiasluoksnio vištos blastodisko vidinių sluoksnių ląstelėms, t. y. vadinamuoju delaminacijos būdu. Paviršinis blastodisko ląstelių sluoksnis sudaro ektodermą. Tačiau paukščių entodermos išsivystymas įvairių autorių lig šiol labai nevienodai vaizduojamas.

Ties pagemaline ertme šviesiojo lauko srityje entoderma iš mažesnių ląstelių, plonesnė. Iš jos vėliau vystosi pirminės žarnos epitelis. Blastodisko kraštuose ant trynio, tamsiojo lauko srityje, entoderma iš didesnių ląstelių, turinčių savyje daugiau trynio, storesnė. Iš jos vėliau vystosi trynio maišo epitelis.

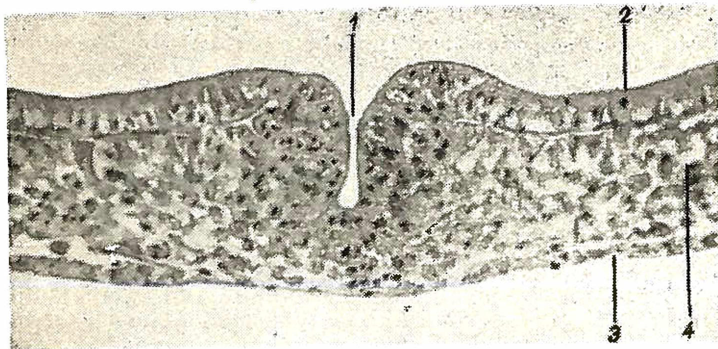
Entodermos susidarymu baigiasi pirmoji ankstyvoji gastruliacijos fazė.

Iešmučio entoderma vystosi įlinkimo būdu. Varliagyvių entodermai vystantis, kartu su įlinkimu vyksta ir apaugimo, apgaubimo procesas. Kaulingųjų žuvų žarnyno entoderma vystosi palinkstant užpakaliniam blastodisko kraštui po pačiu blastodisku, taigi įlinkimo būdu. Bet kaulingųjų žuvų trynio maišo entoderma jau vystosi delaminacijos būdu, tai yra išsiskiriant iš blastodisko ląstelėms ir sudarant po ektoderma entodermos sluoksnį. Paukščių ir roplių jau ir žarnyno, ir trynio maišo entoderma vystosi delaminacijos būdu. Vadinasi, evoliucijos eigoje įlinkimas (invaginacija) pamažu pasikeitė delaminacija.

Padėto vištos kiaušinio vystymasis sustoja, nes kiaušinis patenka į aplinką tokios temperatūros, kuri yra žymiai žemesnė, negu jo išsivystymui reikalinga paukščio kūno temperatūra. Taip sustojęs vystytis kiaušinis nesivysto tol, kol jis padedamas perėti po paukščiu arba į inkubatorių. Tada prasideda tolesnis jo vystymasis.

Tolesnė vištos gemalo gastruliacijos eiga, antroji gastruliacijos fazė, panaši kaip ir kitų aukščiau mūsų peržiūrėtų gyvūnų, t. y. įvairios gemalo ląstelių grupės persikelia į tam tikras gemalo vietas, kur jos sudarys tam tikrų gemalo organų užuomazgas.

Tačiau, kadangi, pradedant iešmučiu ir baigiant paukščiais, pasikeitė kiaušinio struktūra, segmentacija ir blastulos struktūra, tai pasikeitė ir gastruliacijos eiga. Gastruliacijos metu šviesiojo lauko centrinėje dalyje blastodisko išorinio sluoksnio, ektodermos, ląstelės, greičiau besidaugindamos, labiau susiglaudžia, tampa aukštesnės. Taip sustorėjęs centrinės blastodisko dalies ektodermos plotas drauge su po juo esančia entoderma sudaro e m b r i o n i n į s k y d ą, kuriame vėliau vystosi embriono organų užuomazgos. Šio skydo priekiniame gale greičiau besidauginančios ląstelės slenka link užpakalinio skydo galo. Toks ląstelių keliavimas



12 pav. Vištos gemalo skersinis piūvis ties pirminiu ruožu (B. Petenas)

1 — pirminio ruožo pirminė vaga; *2* — ektoderma; *3* — entoderma; *4* — mezoderma

vyksta embrioninio skydo kraštais, lėtesnis — viduriu. Minėtojo skydo kraštais einančios ląstelių srovės, susidūrusios užpakaliniame jo gale, pasuka link skydo vidurio ir tuo būdu sudaro užpakaliniame gale sutankėjusį ląstelių ruožą, vadinamą p i r m i n i u r u o ž u. Šio ruožo priekinio galo ląstelės, slinkdamos pirmyn, susitinka su embrioninio skydo viduriu iš jo priekinio galo link užpakalinio galo slenkančiomis ląstelėmis. Susidūrus šioms ląstelių srovėms, susidaro ląstelių mazgelis — p i r m i n i s m a z g a s, kurio centre yra įdubimas — pirminė duobė, nuo kurios išilgai pirminio ruožo eina p i r m i n ė v a g a. Pirminės duobės ir pirminės vagos kraštai atitinka iešmučio ir varliagyvių gastrulos blastoporo kraštus. Todėl ties paukščių gemalo pirminės duobės ir pirminės vagos kraštais, panašiai kaip ties iešmučio ir varliagyvių blastoporo kraštais, išsidėsčiusios mezodermos, nugaros stygos ir nervinės plokštelės užuomazgos. Susidarius vištos gemalo pirminiam ruožui ir pirminiam mazgui, prieš pastarąjį esančios ląstelės sudaro nugaros stygos užuomazgą; nuo šios ląstelių grupės į priekį esanti ląstelių grupė sudaro nervinės plokštelės užuomazgą; iš pirminio ruožo vėliau vystosi mezoderma (12 pav.). Visos likusios embrioninio skydo išorinio sluoksnio ląstelės sudaro ektodermą. Priekinis pirminės duobės kraštas atitinka iešmučio

ir varliagyvių blastoporo dorsalinę lūpą, o pirminio ruožo kraštai pirminės vagos šonuose — blastoporo šonines lūpas.

Iešmučio gastruliacijos pradžioje entodermos, nugaros stygos ir mezodermos užuomazgos įeina į pirminės entodermos sudėtį. Varliagyvių jau tik nugaros stygos užuomazga įeina į pirminę entodermą, o šių gyvūnų mezodermos užuomazga iš blastoporo lūpų tiesiog auga į tarpą tarp ektodermos ir entodermos, neįeidama į pirminės entodermos sluoksnį. Paukščių ir kitų amniotų entodermos, nugaros stygos ir mezodermos užuomazgos gastruliacijos metu vystosi atskirai, bet visos šios užuomazgos jungiasi pirminės duobės srityje.

Vėliau pirminio mazgo pirminė duobė gilėja. Tada prieš šią duobę esanti ląstelių grupė, sudaranti nugaros stygos užuomazgą, šioms ląstelėms besidauginant, siauru ruožu užlinksta per šią duobę blastodisko vidun tarp ektodermos bei entodermos ir, augdama į priekį, sudaro nugaros stygos pradžią. Pirminio ruožo besidauginančios ląstelės plinta tarp ektodermos ir entodermos besivystančios nugaros stygos šonais pirmyn ir į šonus, sudarydamos mezodermos pradžią. Aukščiau prieš nugaros stygos užuomazgą buvusi nervinės plokštelės užuomazga dabar, šiai užuomazgai užlinkus per pirminę duobę, lieka ektodermoje ties nugaros styga ir ilgėdama sudaro nervinę plokštelę.

Susidarant nugaros stygai, pirminio mazgo pirminė duobė gilėdama praskiria ties ja esančią entodermą. Tuo būdu čia trumpam laikui susidaro anga, kanalas (canalis neurentericus) per visus blastodisko lapelius. Šio kanalo šonuose visi gemaliniai lapeliai susiliečia vienas su kitu. Tuo metu dalis ektodermos įlinksta pro šią angą ir pereina į entodermą. Iš šios ektodermos, perėjusios į entodermą, vėliau susidaro priešchordinė plokštelė, iš kurios vystosi virškinamojo trakto priekinio galo epitelis ir dvi pirmosios mezodermos segmentų poros.

Mezoderma nugaros stygos šonuose suskyla į segmentus. Toliau į šonus šie segmentai pereina į mezodermos segmentų kojytes. Dar toliau į šonus mezodermos segmentų kojytės pereina į nesegmentuotą mezodermą, kuri suskyla į du lapelius: išorinis, vadinamas somatopleura, lieka arčiau ektodermos, o vidinis, vadinamas splanchnopleura, lieka prie entodermos. Tarp šių abiejų lapelių susidaro celomas.

Gastruliacijos metu, didėjant blastodiskui, jo kraštai aplink trynį auga vis tolyn į visus šonus. Embrioninis skydas sudaro embrioninę blastodisko dalį, nes iš čia vystysis toliau embrionas. Visa kita blastodisko dalis, esanti aplink embrioninį skydą, yra užembrioninė. Iš jos vėliau vystysis laikiniai, provizoriniai, embriono organai. Blastodisko kraštuose ant trynio, tamsioje lauko srityje, čia augančių kraštų mezodermos ląstelės puriai pasiskirsto tarp ektodermos bei entodermos ir sudaro m e z e n c h i m ą. Šioje tamsiojo lauko mezenchimoje jau gastruliacijos gale pradeda atsirasti k r a u j o s a l e l i ų — tryninių kraujagyslių pradžia. Tada tamsusis laukas virsta k r a u j a g y s l i n i u l a u k u *(area vasculosa)*. Kraujo salelės vidinės ląstelės tampa kraujo ląstelėmis —

pirminiais eritrocitais, o pasieninės suplokštėdamos tampa kraujagyslės sienelės endoteliu. Kraujo salelėms susijungus, susidaro kraujagyslės. Blastodisko kraštai, augdami aplink trynį, sudaro trynio maišą. Pastarojo sienelę sudaro entoderma ir jos išorėje splanchnopleura, kurioje šakojasi tryninės kraujagyslės. Trynio maišo entodermos ląstelės savo fermentais skaldo trynį, o jo skilimo produktus rezorbuoja tryninės kraujagyslės. Kiek vėliau negu minėtosios kraujagyslės, mezenchimoje pradeda vystytis ir embriono kraujagyslės, kurios lieka susirišusios su tryninėmis kraujagyslėmis. Kol gemalas buvo mažo plokščio blastodisko formos ir gulėjo ant trynio, jis maitinosi tiesioginės difuzijos būdu iš trynio. Vėliau embrionas, vystantis jo ašinių organų (nugaros stygos, nervinės plokštelės, mezodermos segmentų) užuomazgoms, didėja ir jam tokio tiesioginio maitinimo neužtenka. Tada atsiranda tryninės kraujagyslės, kurios ir aprūpina augantį embrioną maistu iš trynio.

Blastodisko kraštai, augdami aplink trynį ir tuo būdu sudarydami trynio maišą, ne visiškai apauga trynį. Priešingame embrionui trynio maišo gale jis lieka ne visai uždaras. Vystantis trynio maišui, trynys naudojamas gemalui maitinti: jis mažėja, jo paviršius raukšlėjasi, vystosi trynio maišo sienelės raukšlės, kurios lyg šaknys giliai lenda į trynį ir pradeda jį iš gilumos rezorbuoti. Vystantis trynio maišui, formuojasi ir embrionas.

Susidarant embriono ašiniams organams, nugaros stygai, iš nervinės plokštelės nervinei vagelei ir vėliau nerviniam vamzdeliui, mezodermos segmentams, embrionas pradeda iškilti, kaip pailgas velenėlis ant trynio paviršiaus. Aplink embrioną formuojasi nuo trynio paviršiaus jį skirianti vaga. Ji pirmiausia susidaro ir greičiausiai gilėja galviniame embriono gale, kur iš nervinio vamzdelio pradeda vystytis galvos smegenys ir vėliau akys. Paskui ši vaga susidaro užpakaliniame gale ir vėliausiai šonuose. Gilėjant minėtajai vagai ir didėjančiam embrionui vis labiau iškylant ant trynio paviršiaus, embriono ašiniai organai tolsta nuo trynio, o drauge tolsta ir ties šiais organais esanti entoderma. Pastaroji visose pusėse tiesiog pereina į trynio maišo entodermą. Tada iš entodermos ties embriono ašiniais organais susidaro pailgas entoderminis vamzdelis — pirminė žarna, kuri plačiu lataku jungiasi su trynio maišu. Šis latakas vadinamas trynio lataku (*ductus omphaloentericus*). Latako sienele iš trynio maišo splanchnopleuros besivystanti mezenchima jungiasi su pirminės žarnos sienelės entodermą supančia taip pat iš splanchnopleuros besivystančia mezenchima. Ductus omphaloentericus sienelės mezenchima eina tryninės kraujagyslės, kurios jungiasi su besivystančia embriono širdimi.

Trynio maišo sienelė lieka pirmuoju kraujo gamybos organu. Jos mezenchimoje vystosi pirmosios embriono kraujo ląstelės ir kraujagyslės. Embriono kūne kraujagyslės pradeda vystytis vėliau. Prieš viščiuko išsiritimą iš kiaušinio visiškai sumažėjęs try-

nio maišas įsitraukia pro bambos angą į pilvo ertmę ir ten po išsiritimo iš kiaušinio išnyksta.

Žemesniųjų stuburinių gyvūnų embrionas vystosi vandenyje. Visa šių gyvūnų iš apvaisinto kiaušinio besivystanti gemalinė gyvoji medžiaga sunaudojama embriono kūno statybai. Tik plyšiažiaunių ir kaulingųjų žuvų išsivystyme jau dalis gemalinės gyvosios medžiagos sunaudojama laikinio embrioninio organo — trynio maišo — susidarymui.

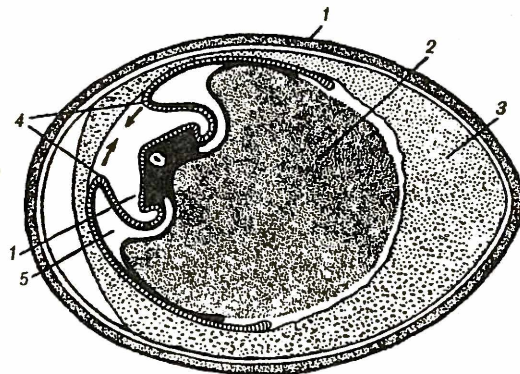
Aukštesnieji stuburiniai — ropliai, paukščiai ir žinduoliai — embrioninį vystymąsi praeina jau ne vandens aplinkoje, bet arba sausumoje padėtame kiaušinyje, arba gimdoje. Šiai naujai aplinkai prisitaikant evoliucijos eigoje, aukštesniųjų stuburinių gyvūnų embrioniniame išsivystyme susidarė ir susidaro ne vien trynio maišas, bet ir kiti laikini embrioniniai organai, būtent, a m n i o n a s (vandenmaišis), s e r o z a ir a l a n t o j i s (šlapimmaišis). Atsižvelgiant į amnioną, visi stuburiniai gyvūnai skiriami į a n a m n i j u s ir a m n i o t u s. Anamnijų embrioninio vystymosi metu amniono nebūna, o amniotų — amnionas susidaro. Anamnijams priklauso žemesnieji stuburiniai, o amniotams — ropliai, paukščiai ir žinduoliai.

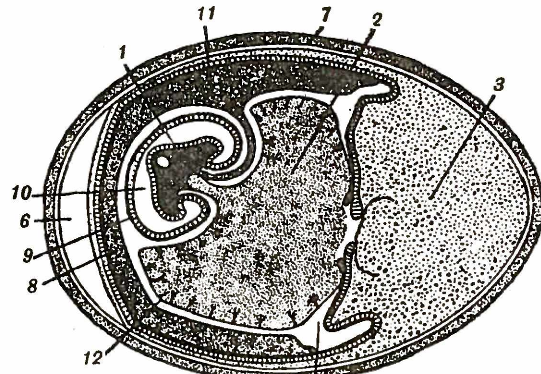
Vištos embriono amnionas pradeda vystytis tada, kai jau yra susidarę visi trys gemaliniai lapeliai, nugaros styga, nervinis vamzdelis. Embrionas pradeda iškilti kaip velenėlis ant trynio. Tada iš ektodermos ir po ja esančios mezodermos somatopleuros iš visų pusių aplink embriono kūną pradeda iškilti a m n i o n o r a u k š l ė, kuri susijungia pagaliau savo kraštais virš embriono (13 pav.). Tuo būdu iš šios raukšlės vidinės į embrioną nukreiptos pusės susidaro skysčio pripildyta ertmė, vadinama amnionu, vandenmaišiu. Amnionas iš visų pusių supa embrioną, ir toliau visą embrioninio vystymosi laiką embrionas vystosi amniono vandenyje. Vadinasi, ir amniotų embrionas vystosi vandenyje. Amniono sienelę iš vidaus sudaro ektoderma, o ektodermos išorėje — mezoderma.

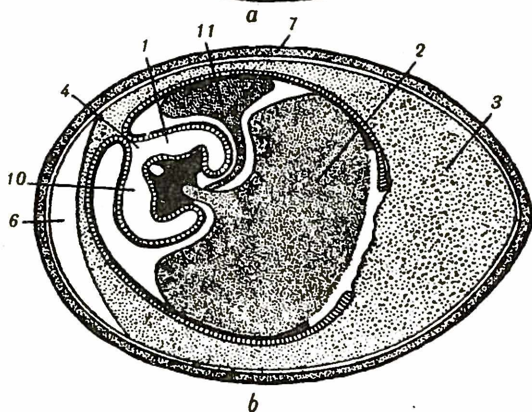
Didėdamas amnionas iš visų pusių apsupa embrioną ir, apgaubdamas jį, prisiglaudžia iš visų pusių prie ductus omphaloentericus sienelės. Tada embrionas lieka amnione, apsuptas iš visų pusių amnioną užpildančio skysčio. Tik siaura kojyte, vadinama b a m b o s s t i e b e l i u, jis lieka susirišęs su trynio maišu ir tryniu. Bambos stiebelį iš pradžių sudaro: jo paviršių dengiantis amniono ektodermos kubinių ląstelių sluoksnis, po juo — amniono mezenchima, giliau — ductus omphaloentericus su savo mezenchima, kurioje eina trynio maišo kraujagyslės. Bambos stiebelis iš pradžių labai trumpas, vėliau — pailgėja.

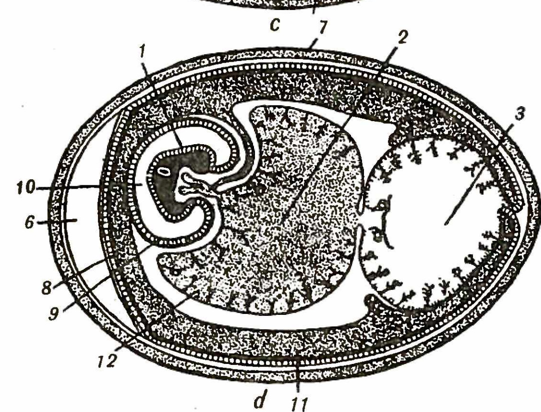
Amniono raukšlės išorinė, nuo embriono nukreipta link kiaušinio paviršiaus, pusė, susidarius amnionui, nuo jo atsiskiria ir sudaro kitą laikiną embriono organą, vadinamą serozą. Serozos išorinį, prisiglaudžiantį prie kiaušinio pakevalinių plėvelių sluoksnį sudaro ektoderma, o po ja yra mezoderma. Per serozą embrionas gauna pro kiaušinio kevalą iš aplinkos deguonį.

Iš pradžių trynio maišo mezodermos lapelis su jame išsivysčiusiomis tryninėmis kraujagyslėmis yra prisiglaudęs prie serozos mezodermos lapelio, todėl šiuo metu dujų apykaita gali eiti iš serozos per trynines kraujagysles. Vėliau trynio maišo mezodermos









13 pav. Viščiuko ankstyvosios embrioninio vystymosi stadijos (vištos gemalo skersinis piūvis kiaušinyje) (M. Korningas)

a — trynio maišo ir amniono raukšlės susidarymo pradžia; *b* — alantojo vystymasis; *c* — jau susidarę amnionas, seroza, alantojis; *d* — vėlesnė gemalo dangalų vystymosi stadija: *1* — embriono kūno skersinis piūvis; *2* — trynys; *3* — baltymas; *4* — amniono raukšlės; *5* — ertmė tarp somatopleuros ir splanchnopleuros; *6* — oro kamera; *7* — kevalas; *8* — seroza; *9* — amnionas; *10* — amniono ertmė; *11* — alantojis; *12* — trynio maišas

lapelis nutolsta nuo serozos mezodermos lapelio, ir tada kvėpavimo funkcijos trynio maišas jau negali atlikti. Ją tada perima išsivystantis alantojis, šlapimmaišis.

Vištos embriono alantojis pradeda vystytis trečiosios inkubacijos dienos pabaigoje. Jis išauga iš kaudalinio pirminės žarnos galo ventralinės sienelės kaip aklina kišenėlė ir, apsuptas splanchnopleuros mezodermos, auga link embriono bambos. Toliau didėdamas alantojis išeina pro bambos stiebelį į tarpą tarp amniono, trynio maišo ir serozos. Alantojo mezodermoje vystosi bambinės kraujagyslės.

Kai alantojis pasiekia serozą, jo mezoderma suauga su serozos mezoderma. Šioje mezodermoje išplinta bambinės kraujagyslės. Pro jas ir serozą vyksta embriono dujų apykaita. Be to, iš turinčios kraujagyslių alantojo mezodermos, padengtos seroza, į kiaušinio baltymą išauga gaureliai, pro kuriuos rezobuojamas kiaušinio baltymas ir panaudojamas embriono maitinimui. Be to, roplių ir paukščių alantojis yra organas, į kurį embrionas išskiria savo medžiagų apykaitos produktus. Šių gyvūnų embrionas vystosi apsuptas kiaušinio kevalo, todėl, negalėdamas savo medžiagų apykaitos produktų išskirti į aplinką, išskiria juos į alantojį.

Kaudalinis žarnos galas, iš kurio vystosi alantojis, vadinamas k l o a k a, a t m a t i n e. Tai bendras žarnos ir alantojo kaudalinis galas.

Vištos embrione nuo trečiosios inkubacijos dienos pradeda vystytis pirminiai inkstai. Jų išskiriamas šlapimas pirminių inkstų latakais nuteka į kloaką, o iš ten — į alantojo ertmę. Be to, dalis embriono azotinės apykaitos produktų tiesiog pro bambinių kraujagyslių kapiliarų endotelį ir alantojo epitelį išskiriama į alantojo ertmę.

Embrioninio vystymosi pabaigoje amnionas, seroza ir alantojis išnyksta.

ŽINDUOLIAI

Paprasčiausieji žinduoliai, vienaangiai (Monotremata), kuriems priklauso echidna ir ančiasnapis, deda kiaušinius. Kiaušiniai dideli, turi daug trynio, telolecitaliniai. Echidnos kiaušinis vystosi veisimosi metu atsirandančioje pilvo odos raukšlėje, kuri vadinama p e r y k l i n e s t e r b l e ir į kurią atsiveria pieno liaukos. Apvaisinto kiaušinio segmentacija dalinė, diskinė. Gastruliacija panaši kaip roplių ir paukščių. Išsiritęs iš kiaušinio jauniklis toliau maitinasi motinos pienu. Ančiasnapis savo kiaušinius peri. Jis neturi peryklinės sterblės. Ančiasnapio kiaušinio segmentacija ir gastruliacija vyksta panašiai kaip roplių ir paukščių.

Visų kitų žinduolių apvaisintas kiaušinis vystosi gimdoje, bet vystymasis įvairus.

Nors sterblinių gyvūnų kiaušinis mažas, bet kai kurių iš jų, pvz. sterblinės kiaunės, apvaisinto kiaušinio segmentacija liko

dalinė. Apvaisinto kiaušinio skilimo metu, susidarant pirmosioms blastomeroms, kiaušinio trynys ne įeina į šių blastomerų sudėtį, bet lieka šalia jų kaip mažas rutuliukas. Besidaugindamos blastomeros apsupa šį trynį ir sunaudoja. Tada gemalas įgauna pūslelės formą. Jo sienelę sudaro blastomeros, o viduje lieka ertmė, užpildyta baltyminiu skysčiu. Vėliau vienoje pūslelės pusėje vystosi dvisluoksnis blastodiskas, kuriame toliau vyksta embriono ašinių organų užuomazgų susidarymas panašiu būdu kaip paukščių. Likusi pūslelės sienelė, prisiglausdama prie gimdos gleivinės, ima iš ten embriono vystymuisi reikalingas medžiagas. Ji vadinama t r o f o b l a s t u. Sterblinių gyvūnų embrionas anksti gimsta ir tolesnį savo vystymąsi užbaigia motinos sterblėje.

Visų kitų žinduolių kiaušinis mažas, turi labai mažai trynio, izolecitalinis. Segmentacija pilna. Tačiau jau pirmosios blastomeros vienos šviesesnės, kitos tamsesnės. Segmentacijos metu susidarant iš ląstelių kamuolėliui — morulai, šviesiosios blastomeros lieka vienu sluoksniu morulos paviršiuje ir tuo būdu labai anksti sudaro trofoblastą; tamsiosios blastomeros, likusios morulos viduje, sudaro e m b r i o b l a s t ą. Iš embrioblasto vystosi embrionas, trynio maišas, amnionas.

Žinduolių gyvūnų ir žmogaus trofoblastas susidaro labai anksti, jau segmentacijos metu, dėl to, kad žinduolių kiaušinis turi labai mažai atsarginių maisto medžiagų, trynio. Todėl labai anksti turi gauti maistą iš aplinkos, kurią žinduolių gemalui sudaro motinos gimdos gleivinė. Žinduolių trofoblastas vystosi kaip medžiagų apykaitos tarpininkas tarp gemalo ir motinos audinių.

Apvaisinimas įvyksta arčiau kiaušidės esančiame kiaušintakio gale. Iš čia apvaisintam kiaušiniui keliaujant kiaušintakiu į gimdą, vyksta segmentacija. Gemalui didėjant, jo trofoblastas, augdamas greičiau, didina savo paviršių, pro kurį iš motinos imamas maistas, ir nutolsta nuo embrioblasto. Tuo būdu tarp trofoblasto ir embrioblasto darosi skysčiu užpildyta ertmė (14 pav.). Taip žinduolių morula tampa b l a s t o c i s t a, kurią įvairūs autoriai lig šiol nevienodai vadina (blastocista, steroblastula, blastoderma). Blastocistos stadijoje gemalas patenka į gimdą. Gemalo trofoblastas dabar sueina į kontaktą su gimdos gleivine ir iš jos ima gemalo vystymuisi reikalingą maistą.

Žinduolių blastocista tik iš pažiūros panaši į žemesniųjų chordinių gyvūnų blastulą, o iš esmės skiriasi. Žemesniųjų chordinių gyvūnų blastulos sienelę, kaip matėme, sudaro tik būsimo embriono kūno ektodermos, entodermos, nugaros stygos, nervinės plokštelės ir mezodermos užuomazgas gastruliacijos metu sudarančios ląstelės. Žinduolių gyvūnų ir žmogaus blastocistos sienelę sudaro provizorinis organas — trofoblastas, kuris į embriono kūno sudėtį neįeina. Embriono kūno užuomazgą sudarantis embrioblastas glūdi kaip kamuolėlis blastocistos ertmėje prisiglaudęs vienu šonu prie trofoblasto.

Kadangi, kaip aukščiau minėjome, žinduolių kiaušinyje yra labai mažai atsarginių maisto medžiagų, tai, norint aprūpinti gemalą maistu, jau segmentacijos metu susidaro kontaktas tarp gemalo ir motinos. Šis kontaktas, einant nuo žemesniųjų žinduolių iki žmogaus, darosi vis glaudesnis. Todėl žinduolių gyvūnų, lyginant su kitais stuburiniais, labai anksti vystosi provizoriniai organai (trofoblastas, amnionas, alantojis, trynio maišas), ir anksčiausiai jie vystosi žmogaus gemale. Embrioblastas prisiglaudžia prie vieno blastocistos šono, suplokštėja ir tuo būdu sudaro embrioninį skydą. Pastarojo ląstelės išsidėsto dviem sluoksniais: entoderma ir ektoderma. Ektodermos išorėje lieka trofoblasto ląstelių sluoksnis. Vėliau jau panašiai kaip paukščių embrioniniame skyde vyksta pirminio ruožo, pirminio mazgo ir galvos ataugos susidarymas, mezodermos ir ašinių embriono organų užuomazgų vystymasis.

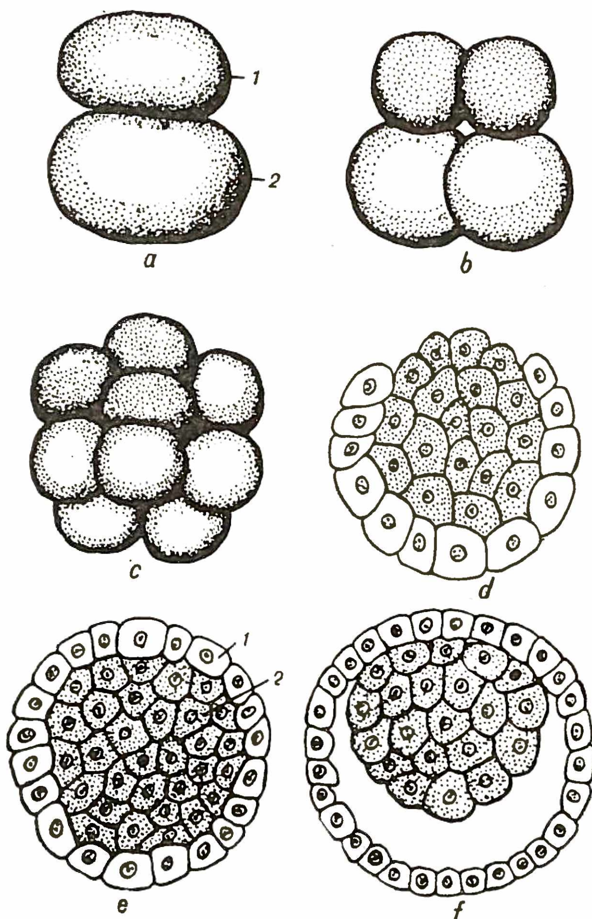
Daugelio žinduolių embrioninio skydo išorinėje pusėje esantis trofoblasto sluoksnis tuoj po dvisluoksnio embrioninio skydo susidarymo išnyksta. Kitų žinduolių šis trofoblasto sluoksnis plyšta ties susidarančio embrioninio skydo viduriu ir pasitraukia į jo kraštus. Išnykus arba pasitraukus trofoblastui, dabar embrioninio skydo ektoderma nuo išorinio paviršiaus savo kraštais tiesiog pereina į likusį už embrioninio skydo ribų trofoblastą.

Vėliau trofoblastas taip didina savo kontakto su gimdos gleivine paviršių, kad iš jo epitelio susidaro paviršiuje vis labiau išsišakojantieji iškyšuliai — trofoblasto gaureliai. Trofoblastas atitinka roplių ir paukščių embrionų serozą.

Embrioninio skydo entoderma savo kraštais plinta vidiniu trofoblasto paviršiumi tol, kol apsupa visą blastulos ertmę ir susijungia. Tuo būdu buvusi blastulos ertmė, dabar entodermos apsupta, tampa žinduolių gyvūnų trynio maišu. Tačiau žinduolių trynio maiše nėra trynio. Iš pirminio ruožo išsivystanti mezoderma, išaugdama už embrioninio skydo ribų, apauga trynio maišą, įsiterpdama tarp trynio maišo entodermos ir jos išorėje esančio trofoblasto. Šiame mezodermos sluoksnyje vystosi trynio maišo kraujagyslės, pro kurias embrionas gauna iš motinos gimdos gleivinės (per trofoblastą) maistą ir deguonį.

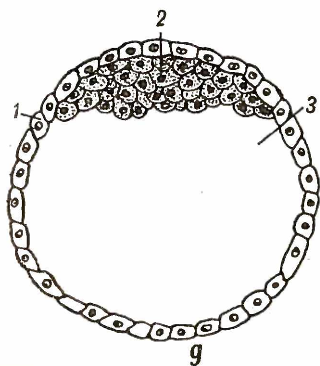
Įvairių žinduolių amnionas vystosi skirtingai. Triušio, naguočių, plėšriųjų amnionas vystosi panašiai kaip paukščių: iš ektodermos ir po ja esančios somatopleuros susidaro amniono raukšlės, kurios iš visų pusių apsupa embrioną ir susijungdamos sudaro aplink jį amnioną. Šikšnosparnių ir kai kurių vabzdžiaėdžių amnionas susidaro labai anksti. Šių gyvūnų embrioblaste pradeda atsirasti ertmė, apsupta embrioblasto ląstelių. Ši ertmė ir sudaro amnioną. Primatų ir žmogaus amnionas pradeda vystytis taip pat panašiu būdu. Amniono ertmę užpildo amniono skystis.

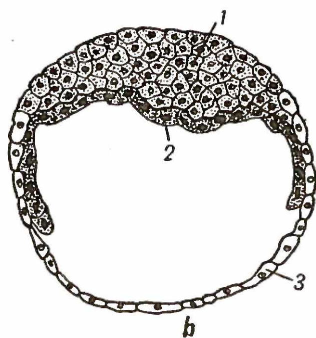
Susidarant embriono ašinių organų užuomazgoms, nugaros stygai, nerviniam vamzdeliui, mezodermos segmentams, šis embriono

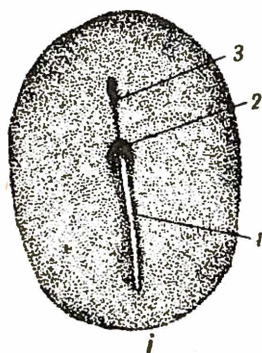


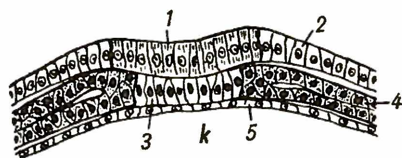
14 pav. Triušio ankstyvosios embrioninio vystymosi stadijos (S. Ščelkunovas)

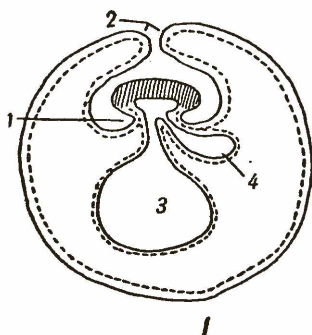
a — apvaisintas kiaušinis, pasidalijęs į pirmąsias dvi naujo gemalo ląsteles (blastomeras): *1* — tamsi blastomera; *2* — šviesi blastomera; *b* — gemalas iš keturių blastomerų; *c*, *d* — tolesnis gemalo vystymasis; *e* — gemalas morulos stadijoje: *1* — trofoblastas; *2* — embrioblastas; *f* — gemalas steroblastulos stadijoje; *g* — vėlesnė steroblastula: *1* — trofoblastas; *2* — embrioblastas; *3* — steroblastulos ertmė; *h* — embrioninio disko susidarymo pradžia: *1* — embrioninis diskas; *2* — entoderma; *3* — trofoblastas; *i* — embrioninio disko išorinis paviršius gastruliacijos pradžioje: *1* — pirminis ruožas; *2* — pirminis mazgas; *3* — galvos atauga po nervine plokštele; *k* — embriono ašinių organų užuomazgų skersinis piūvis: *1* — nervinė plokštelė; *2* — ektoderma; *3* — nugaros styga (chorda dorsalis); *4* — mezoderma; *5* — entoderma; *l*, *m* — embriono dangalų vystymasis: *1* — embriono užuomazgą supanti raukšlė; *2* — amniono raukšlės; *3* — trynio maišas; *4* — alantojis; *5* — amnionas; *6* — gaurelinis dangalas su gaureliais

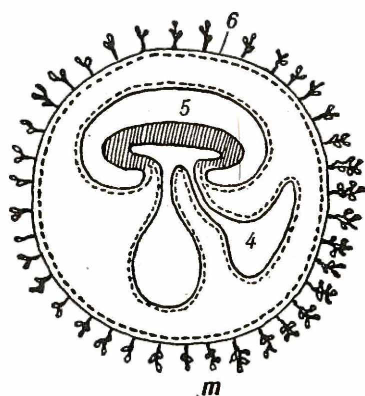

2
1
3
g


1
2
3
b


3
2
1
i


1
2
4
3
k
5


2
1
4
3
l


6
5
4
m

ašinių organų užuomazgų kompleksas sudaro velenėlio formos embriono kūno pradžią. Apie šį velenėlį formuojasi sąsmauka, skirianti embriono kūną nuo trynio maišo. Susiaurėdama ir ilgėdama sąsmauka pasidaro lyg kojytė, jungianti embrioną su trynio maišu. Ši sąsmauka sudaro b a m b o s v i r k š t e l ė s pradžią, į kurią įeina ne tik trynio maišo entoderma, bet ir ją supanti mezoderma. Bambos virkštelės paviršių sudaro amniono ektoderma. Embriono kūnas atsiriboja nuo trynio maišo sąsmauka. Trynio maišo ertmės dalis, esanti prie ašinių embriono organų, atskiriama minėtąja sąsmauka nuo likusios trynio maišo ertmės ir sudaro pirminę žarną. Iš jos kaudalinio galo ventralinės sienelės išauga alantojis — kaip aklina kišenėlė. Vėliau alantojis, augdamas splanchnopleuros mezodermoje, įauga į bambos virkštelę. Jį supančioje mezodermoje išsivysto bambinės kraujagyslės, kurios, kaip ir žinduolių trynio maišo kraujagyslės, taip pat pasiekia pro bambos virkštelę trofoblastą. Išsivysčius žinduolių bambinėms kraujagyslėms, trynio maišo kraujagyslės nyksta ir tolesnį embriono aprūpinimą pro trofoblastą iš motinos gimdos gleivinės maistu ir deguonimi perima vien bambinės kraujagyslės.

Žinduolių embrionas savo medžiagų apykaitos liekanas pašalina pro bambines kraujagysles ir trofoblastą į motinos kraują. Todėl alantojis savo, kaip šlapimo pūslės funkcijos, kurią jis atlieka roplių ir paukščių embrionuose, žinduolių embrionuose netenka. Dėl to žinduolių alantojis silpnai išsivystęs.

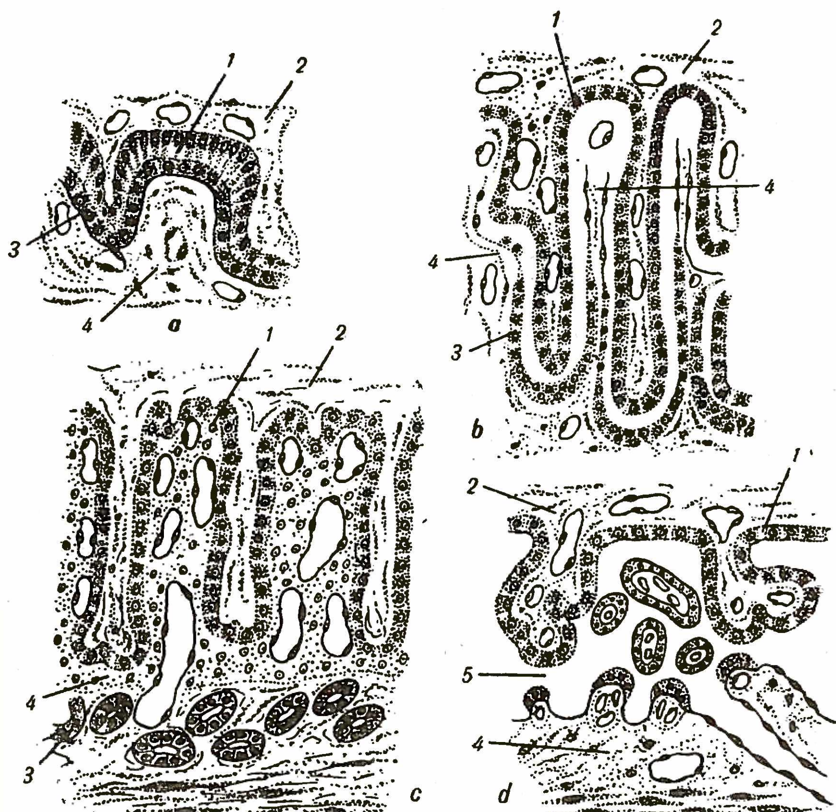
Trofoblastas šitaip vadinamas, kol jo gaurelius sudaro vien epitelinės ląstelės. Išsivysčius trynio maišo, o ypač vėliau po trofoblasto epiteliu esančioje mezodermoje bambinėms kraujagyslėms, pastarosios ir jas lydinti mezoderma įauga į trofoblasto gaurelius. Tada trofoblasto gaurelius sudaro trofoblasto epiteliu padengta mezoderma su joje išsišakojusiomis embriono kraujagyslėmis. Kai tik į trofoblasto gaurelius įauga mezoderma su kraujagyslėmis, trofoblastas jau vadinamas g a u r e l i n i u d a n g a l u *(chorion)*. Įvairių žinduolių gaurelinis dangalas turi įvairų sąryšį su gimdos gleivine. Jis vėliau sudaro p l a c e n t ą.

Priklausomai nuo to, kaip gaurelinis dangalas susijęs su gimdos gleivine, įvairių žinduolių placenta turi atskirą struktūrą.

Nepilnadančių, banginių, pusbeždžionių ir daugelio kanopinių, pavyzdžiui kiaulės, arklio ir kai kurių kitų, pradėjęs vystytis gemalas, atėjęs kiaušintakiu į gimdą, čia toliau ir vystosi. Šių gyvūnų gemalo gaurelinio dangalo gaureliai tik prisiglaudžia prie gimdos gleivinės, įsiterpdami į jos įlankas, bet jos neardo (15 pav.). Todėl tokia placenta vadinama p u s i a u p l a c e n t a *(semiplacenta)*. Joje motinos kraują, tekantį gimdos gleivinės kraujagyslių kapiliarais, nuo embriono kraujo, tekančio gaurelinio dangalo gaurelių kraujagyslių kapiliarais, skiria:

1) gimdos gleivinės kraujagyslių kapiliarų endotelis,
2) šiuos kapiliarus supantis jungiamasis audinys,

3) gimdos vidų išklojantis epitelis,
4) gaurelinio dangalo gaurelių paviršiaus epitelis,
5) gaurelinio dangalo jungiamasis audinys ir
6) šiame audinyje esančių embriono kraujagyslių kapiliarų endotelis.



15 pav. Ryšys tarp embriono ir motinos audinių įvairiose žinduolių placentos formose (A. Knorė)

a — epiteliochorialinė placenta; *b* — desmochorialinė placenta; *c* — endoteliochorialinė placenta; *d* — hemochorialinė placenta: *1* — gaurelinio dangalo epitelis (trofoblastas); *2* — gaurelinio dangalo jungiamasis audinys su embriono kraujagyslėmis; *3* — gimdos sienelės epitelis; *4* — gimdos sienelės jungiamasis audinys su motinos kraujagyslėmis; *5* — ertmės tarp gaurelinio dangalo ir gimdos audinių (placentos sinusai), užpildytos motinos krauju

Tokioje placentoje per šiuos audinius vyksta medžiagų apykaita tarp motinos ir embriono. Todėl šių gyvūnų gaurelinio dangalo gaureliai vystosi ir susidaro placenta visame gemalo paviršiuje, kuri vadinama d i f u z i n e p u s i a u p l a c e n t a. Pusiauplacentoje gimdos epitelis prisiglaudęs prie gaurelinio dangalo gaurelių paviršiaus. Todėl ši placenta dar vadinama e p i t e l i o c h o r i a l i n e p l a c e n t a *(placenta epitheliochorialis)*. Gimdymo

metu, atsiskiriant placentai nuo gimdos gleivinės, epiteliochorialinės placentos gaurelinio dangalo gaureliai ištraukiami iš gimdos gleivinės įlankų, o gimdos gleivinė lieka sveika. Tokiu atveju kraujavimo iš gimdos nebūna.

Atrajojančių žinduolių gaurelinio dangalo gaureliai gerai išsivysto ne ištisai visame jo paviršiuje, bet grupėmis, lyg krūmai. Kiekviena tokia gaurelių grupė sudaro lyg atskirą placentos skiltį. Todėl tokia placenta vadinama daugiadale *(placenta cotyledonata)*. Joje gaurelinio dangalo gaurelių epitelis, prisiglaudęs prie gimdos gleivinės, vietomis sunaikina jos epitelį. Todėl tokioje placentoje gaurelinio dangalo gaureliai jau siekia gimdos gleivinės jungiamąjį audinį. Dėl to tokia placenta vadinama desmochorialine *(placenta desmochorialis)*. Gimdymo metu šios placentos gaurelinio dangalo gaureliams atsiskiriant nuo gimdos gleivinės, jau lieka gimdos gleivinės paviršiaus plotai be epitelio. Po gimdymo gimdos epitelis atsistato.

Vystantis plėšriųjų žinduolių placentai, gaurelinio dangalo gaureliai sunaikina gimdos gleivinės epitelį ir poepitelinį jungiamąjį audinį, pasiekia gimdos gleivinės kraujagyslių endotelį ir prie jo prisiglaudžia. Todėl tokia placenta vadinama endoteliochorialine *(placenta endotheliochorialis)*. Joje motinos kraują nuo embriono kraujo skiria jau žymiai mažesnis audinių sluoksnių kiekis, negu epiteliochorialinėje ar desmochorialinėje placentoje. Endoteliochorialinėje placentoje motinos kraują nuo embriono kraujo skiria:

1) gimdos gleivinės kraujagyslių kapiliarų endotelis,
2) gaurelinio dangalo gaurelių paviršiaus epitelis,
3) gaurelinio dangalo jungiamasis audinys ir
4) šiame audinyje esančių embriono kraujagyslių kapiliarų endotelis.

Dėl tokiu būdu pagerėjusių apykaitos sąlygų tarp embriono ir motinos endoteliochorialinė placenta vystosi ne visame gemalo paviršiuje, bet tik skersai ties gemalo viduriu aplink jį einančia juosta. Šių gyvūnų gemalo galuose placenta nesivysto; ten lieka plikasis gaurelinis dangalas, be gaurelių. Tokia juostos formos placenta vadinama juostine *(placenta zonaria)*. Šių gyvūnų gimdymo metu atsiskiriant nuo gimdos gleivinės gaureliniam dangalui, kartu su pastaruoju atplėšiama dalis gimdos gleivinės audinių. Tačiau žymesnio kraujavimo nebūna, nes stambesnės kraujagyslės lieka nepaliestos. Po gimdymo gimdos gleivinės paviršius ir jo epitelis greitai atsistato.

Vystantis žmoginių beždžionių ir žmogaus placentai, gaurelinio dangalo gaureliai sunaikina gimdos gleivinės epitelį, jungiamąjį audinį ir kraujagyslių sienelę. Tuo būdu motinos kraujas iš praardytų gimdos gleivinės kraujagyslių tiesiog išsipila ant gaurelinio dangalo gaurelių paviršiaus ir tarp jų cirkuliuoja. Tokia placenta vadinama hemochorialine *(placenta haemochorialis)*. Pastarojoje placentoje embriono kraujagyslių kapiliarai

gaurelinio dangalo gaureliuose prisiglaudę dažnai prie pat šių gaurelių paviršių dengiančio epitelio. Todėl hemochorialinėje placentoje motinos kraują nuo embriono kraujo skiria vien:

1) gaurelinio dangalo gaurelių paviršiaus epitelis ir
2) embriono kraujagyslių kapiliarų endotelis.

Hemochorialinė placenta vystosi tik vienoje gemalo pusėje tartum diskas, todėl vadinama diskine placenta. Gimdymo metu, atsiskiriant nuo gimdos gleivinės gaureliniam dangalui, kartu su juo atplyšta ir paviršinė gimdos gleivinės dalis. Todėl, atsiskiriant placentai nuo gimdos sienelės, vyksta kraujavimas. Po gimdymo gimdos gleivinė atsistato.

Aukščiau minėtos keturios žinduolių gyvūnų placentos formos griežtai viena nuo kitos nesiskiria. Tarp jų yra pereinamosios formos. Ir filogenezinio, ir entogenezinio placentos vystymosi eigoje placentoje visada išlieka visi gemalo kilmės gaurelinio dangalo audinių sluoksniai, o motinos kilmės gimdos gleivinės sluoksniai placentoje vis labiau nyksta, kol gaurelinio dangalo epitelis pasiekia motinos kraują.

MOTERS GIMDOS GLEIVINĖS RUOŠIMASIS PRIIMTI APVAISINTĄ KIAUŠINĮ

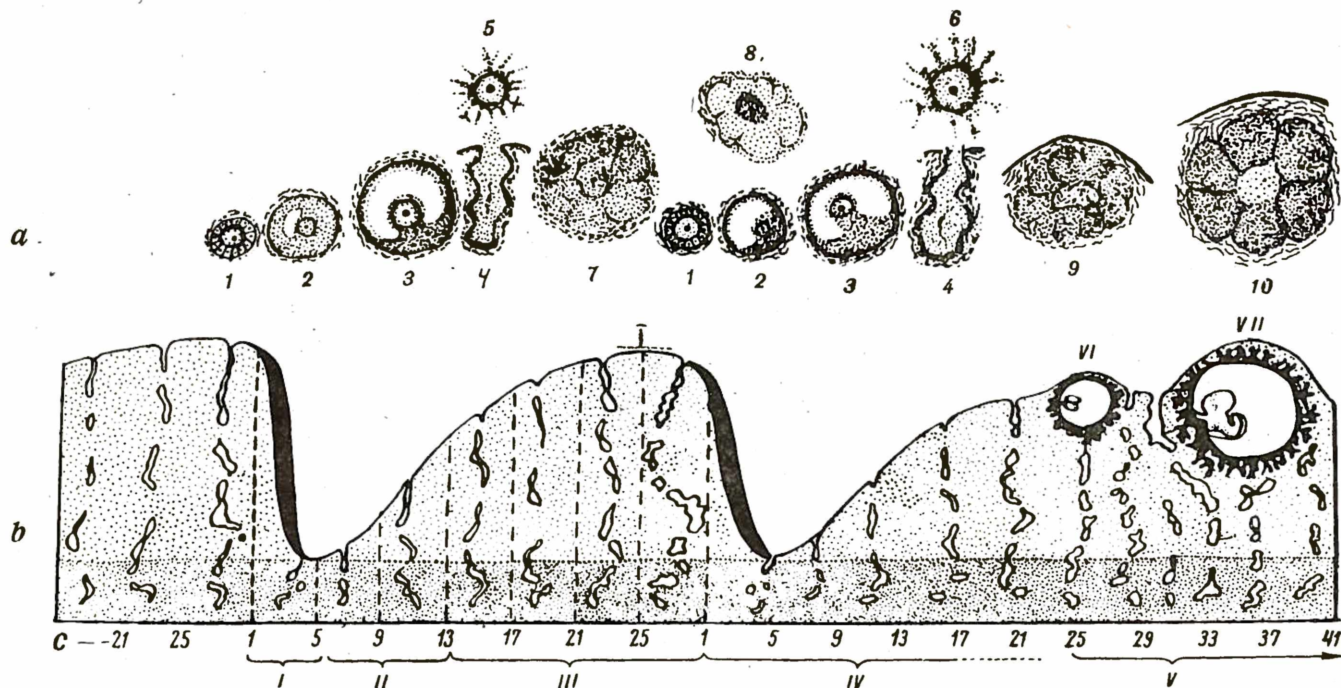
Žinduolių kiaušidėje vykstančio lytinio ciklo metu, bręstant kiaušiniui, kartu vyksta gimdos gleivinės lytinis ciklas — pasiruošimas priimti šį kiaušinį tolesniam jo vystymuisi po apvaisinimo. Įvairių žinduolių gimdos gleivinė tam ruošiasi nevienodai.

Daugelio žinduolių lytinio traukimo ir ovuliacijos laikotarpiu gimdos gleivinė tik sustorėja ir padidėja jos liaukų sekrecija. Praėjus šiam laikotarpiui, jei apvaisinimas neįvyko, gimdos gleivinė vėl aprimsta.

Primatų ir žmogaus lytinio ciklo metu vyksta jau žymesni gimdos gleivinės pakitimai, kuriuos įvairūs autoriai skirsto į labai skirtingą ir nevienodai vadinamų fazių skaičių.

Atsižvelgiant į tai, kad pirmasis lytinis gimdos gleivinės ciklas, lytiškai bręstant, prasideda ramioje, epiteliu padengtoje moters gimdos gleivinėje, būtų natūralu nuo tokios gimdos gleivinės būklės ir pradėti moters gimdos gleivinės lytinio ciklo eigos peržiūrėjimą.

Bręstant kiaušidėje folikului ir jame kiaušiniui, veikiant folikulo ląstelių vis daugiau gaminamam folikuliniam hormonui, moters gimdos gleivinė pereina į proliferacijos, storėjimo, fazę (16 pav.). Šios fazės metu gimdos gleivinės epitelis tampa aukštesnis, prizminis. Gleivinės liaukos ilgėja, jungiamojo audinio ląstelės greičiau dauginasi, ir visa ji storėja. Daugėja gimdos gleivinės kraujagyslių ir limfagyslių. Minėtosios gleivinės jungiamajame audinyje padaugėja tarpląstelinio skysčio. Plyšus



16 pav. Lytiškai subrendusios moters lytinio mėnesinių ciklo eiga kiaušidėje ir atitinkamai gimdos gleivinėje (schema) (B. Petenas)

a — lytinio ciklo eiga kiaušidėje: *1* — pirminis folikulas; *2* — bręstantis folikulas; *3* — subrendęs folikulas; *4* — ovuliacija; *5* — neapvaisintas kiaušinis, kuris vėliau žus; *6* — apvaisintas kiaušinis, kuris pro kiaušintakį eis į gimdą ir, ten įsirausęs į gimdos gleivinę, vystysis; *7* — netikrasis geltonasis kūnas; *8* — nykstantis netikrasis geltonasis kūnas; *9*, *10* — tikrasis geltonasis kūnas; *b* — kiaušidės lytinio ciklo eigai atitinkanti mėnesinių ciklo eiga gimdos gleivinėje; *c* — mėnesinių ciklo dienos: *I* — mėnesinių fazė; *II* — gimdos gleivinės regeneracijos ir proliferacijos fazės; *III* — gimdos gleivinės sekrecijos fazė; *IV* — neužsibaigęs mėnesinių ciklas dėl prasidėjusio nėštumo; *V* — nėštumo meto gimdos gleivinė (decidua); *VI* — gemalas rausiasi į gimdos gleivinę (implantacija); *VII* — gemalas visiškai įsiskverbęs į gimdos gleivinę

kiaušidėje subrendusiam folikului ir iš jo išėjus ovocitui, baigiasi proliferacijos fazė.

Plyšus ovuliacijos metu folikului ir iš jo išėjus ovocitui, apsuptam skaidriuoju dangalu ir spinduliniu vainiku, pasilikęs plyšusiame folikule folikulinio epitelio sluoksnis (membrana granulosa) vystosi į naują liauką — g e l t o n ą j į k ū n ą *(corpus luteum)*. Veikiama šio kūno hormonų, gimdos gleivinė dabar pereina į sekančią vystymosi fazę — s e k r e c i j o s f a z ę, kurioje dar labiau išsivysto ir išsiplečia gimdos gleivinės kraujagyslės. Gimdos gleivinės jungiamajame audinyje padaugėja tarpląstelinio skysčio. Gimdos gleivinės liaukos ilgėja, vingiuojasi. Jų baziniai galai išsiplečia. Liaukinės ląstelės darosi aukštesnės. Jų baziniuose galuose pradeda kauptis glikogenas, todėl branduolys pasislenka liaukos spindžio link. Trečiosios ciklo savaitės pabaigoje gimdos liaukos pradeda išskirti į savo spindį gleivinį sekretą.

Gimdos gleivinės poepitelinio jungiamojo audinio ląstelių citoplazmoje kaupiasi lipoidai, glikogenas ir kitos medžiagos. Šios ląstelės pasidaro didelės, apskritos, panašios į tokias pat atkrintančiosios plėvės (decidua) ląsteles nėštumo metu. Endotelinės kapiliarų ląstelės taip pat išbrinksta, sustorėja. Gimdos gleivinė sekrecijos fazėje persiskiria į du sluoksnius: ploną — p a m a t i n į s l u o k s n į *(pars basalis)*, kuriame išsiplėtę gimdos liaukų dugnai pasiekia gimdos raumenų sluoksnį, ir storą, paviršinį — f u n k c i n į s l u o k s n į *(pars functionalis)*, kuris vėliau mėnesinių metu atitrūksta nuo pamatinio sluoksnio ir pasišalina iš gimdos. Kadangi paviršinėje funkcinio sluoksnio dalyje gimdos liaukos siauresnės ir tarp jų daugiau jungiamojo audinio, o gilesnėje šio sluoksnio dalyje liaukos platesnės ir tarp jų mažiau jungiamojo audinio, tai minėtasis sluoksnis dar skiriamas į dvi zonas: paviršinę k o m p a k t i n ę z o n ą *(zona compacta)* ir vidinę k e m p i n i n ę z o n ą *(zona spongiosa)*. Šios abi zonos pereina viena į kitą be aiškios ribos. Sekrecijos fazės pabaigoje gimdos gleivinė pasidaro maždaug 7 mm storio.

Jei subrendęs folikulas neplyšta, tada geltonasis kūnas jo vietoje negali vystytis ir dėl to gimdos gleivinėje nesivysto sekrecijos fazė. Tada, nesant geltonojo kūno hormonų, palaikančių tolesnį gimdos gleivinės vystymąsi, paviršiniai jos sluoksniai jau proliferacijos fazės pabaigoje degeneruoja, suyra ir įvyksta kraujavimas iš gimdos — paankstintos mėnesinės be ovuliacijos. Tokios mėnesinės dažniau pasitaiko lytinio brendimo pradžioje, lytinio aktyvumo pabaigoje, kūdikio krūtimi maitinimo laikotarpiu.

Jei subrendęs folikulas neplyšta ir greta jo pradeda bręsti sekantis, tai, susidarius dėl to folikulinio hormono pertekliui, gimdos gleivinė liguistai, nenormaliai, sustorėja. Jos liaukos padidėja ir netaisyklingai išsiplečia. Dėl tokio gimdos gleivinės peraugimo pasireiškia kraujavimai.

Jei po ovuliacijos kiaušinis liko neapvaisintas, tai kiaušidėje nyksta geltonasis kūnas. Kartu nyksta jo gaminami liuteininiai

hormonai, kurie palaiko gimdos gleivinės vystymąsi sekrecijos fazėje. Tada prasideda stiprūs spazminiai gimdos gleivinės spirališkai vingiuotų arterijų susitraukimai, kurie periodiškai visiškai sulaiko kraujo pritekėjimą į paviršinę funkcinę gimdos gleivinės dalį. Dėl maisto ir deguonies stokos, negaudama pakankamai kraujo, paviršinė funkcinė gimdos gleivinės dalis pradeda degeneruoti, į ją iš kraujagyslių ateina leukocitai. Pro degeneruojančių gimdos gleivinės kapiliarų sieneles išsiveržia į gleivinę kraujas ir vietomis atkelia nuo jungiamojo audinio epitelį, kuris suyra. Yrantis storas paviršinis funkcinis gimdos gleivinės sluoksnis atsiskiria nuo pasiliekančio sveiko pamatinio sluoksnio ir, patekęs į gimdos ertmę, kartu su iš suyrančios gleivinės ištekančiu krauju, liaukų sekretu, audinių skysčiu, leukocitais pašalinamas iš gimdos. Šis gimdos gleivinės irimas ir suirusios gleivinės pasišalinimas sudaro trečiąją gimdos gleivinės lytinio ciklo fazę, vadinamą deskvamacijos, arba nėrimosi, faze, arba tiesiog mėnesinėmis. Mėnesinių metu pasišalina vidutiniškai 50 ml kraujo. Šis kraujas, susimaišęs su iš suirusios gimdos gleivinės atsipalaidavusiais fermentais, nekreša. Mėnesinių metu, suirus gimdos gleivinei, vidinis gimdos paviršius lieka atvira opa. Kadangi tuo metu makšties turinio reakcija pasidaro neberūgšti, susidaro didelis pavojus gimdai, nes į ją gali patekti infekcija.

Kartais mėnesinių nebūna, nors kiaušidėje vyksta pilnas lytinis ciklas ir gimdos gleivinė būna praėjusi proliferacijos ir sekrecijos fazes. Matomai, be hormoninės įtakos, mėnesinių eiga priklauso nuo vegetacines nervų sistemos būklės. Yra nurodymų kad, pavyzdžiui išsigandus, gali atsirasti mėnesinės ir nesant kiaušidėje atitinkamos lytinio ciklo fazės.

Pasišalinus mėnesinių metu funkciniam gimdos gleivinės sluoksniui, prasideda ketvirtoji, paskutinė, gimdos gleivinės lytinio ciklo fazė — regeneracijos fazė. Iš likusio sveiko plono pamatinio gimdos gleivinės sluoksnio dabar vėl atsistato gimdos gleivinė. Dauginasi jungiamojo audinio ir liaukų epitelio ląstelės. Iš pasilikusio liaukų dugnų epitelio vėl išauga gimdos liaukos ir vidinį gimdos paviršių dengiantis epitelis. Šiam paviršiui pasidengus epiteliu, užsibaigia gimdos gleivinės regeneracijos fazė. Vėliau ciklas prasideda iš naujo.

Gimdos gleivinės lytinis ciklas liečia taip pat gimdos kaklelio, kiaušintakių ir makšties gleivinę. Gimdos kaklelio liaukų sekrecija padidėja gimdos gleivinės proliferacijos fazėje ir sumažėja — sekrecijos fazėje.

Kai kiaušidėje bręstantis folikulas praeina savo antrąjį brendimo laikotarpį, kiaušintakių epitelis sudarytas beveik vien iš virpamųjų ląstelių. Po ovuliacijos daugelis kiaušintakių epitelio virpamųjų ląstelių tampa sekrecinėmis, liaukinėmis ląstelėmis. Nykstant geltonajam kūnui, šios ląstelės iškrinta iš epitelio. Bręstant sekančiam folikului, kiaušintakių epitelyje vėl labai padaugėja virpamųjų ląstelių.

Kiaušidėje vykstančio folikulo brendimo pabaigoje moters makšties epitelis storėja ir jo paviršinėse ląstelėse daugėja glikogeno. Po ovuliacijos paviršinių epitelio sluoksnių ląstelės atkrinta ir epitelis suplonėja.

Jei po ovuliacijos įvyksta apvaisinimas, tai iš apvaisinto kiaušinio besivystančio gemalo trofoblastas savo išskiriamomis medžiagomis sulaiko kiaušidėje geltonąjį kūną nuo nykimo, o šio hormonai palaiko tolesnį gimdos gleivinės vystymąsi. Išsiplėtusios (ypač jų dugnai) gimdos gleivinės liaukos išskiria sekretą. Daugelyje gimdos gleivinės jungiamojo audinio ląstelių dar padaugėja glikogeno ir mukopolisacharidų. Šios ląstelės tampa didelėmis, iki 40μ diametro, poligonalinėmis po gimdymo atsiskiriančios atkrintančiosios plėvės (decidua) ląstelėmis. Jungiamajame audinyje pagausėja tarpląstelinio skysčio. Pirmosios nėštumo savaitės pabaigoje gimdos gleivinė būna iki 10 mm storio.

ŽMOGAUS EMBRIONO VYSTYMASIS

Apvaisintas žmogaus kiaušinis apie 3 paras keliauja kiaušintakiu į gimdą, ir per tą laiką įvyksta pirmieji segmentaciniai skilimai. Segmentacija lėta: per pirmąsias 3—4 paras įvyksta maždaug po vieną skilimą į parą.

Pirmosios žmogaus vystymosi stadijos stebėtos lig šiol palyginti nedaug.

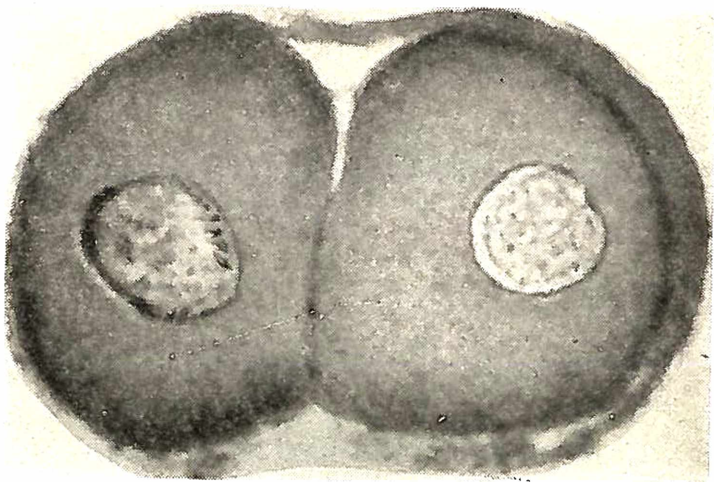
Apvaisintas žmogaus kiaušinis, gautas iš kiaušintakių, stebėtas toje stadijoje, kai greta kiaušinio branduolio matosi besiformuojantis į kiaušinį įėjusio spermatozoido branduolys.

Stebėti žmogaus kiaušinio, paimto operacijos metu iš kiaušidės ir apvaisinto, pirmieji skilimai audinių kultūroje, kraujo plazmoje.

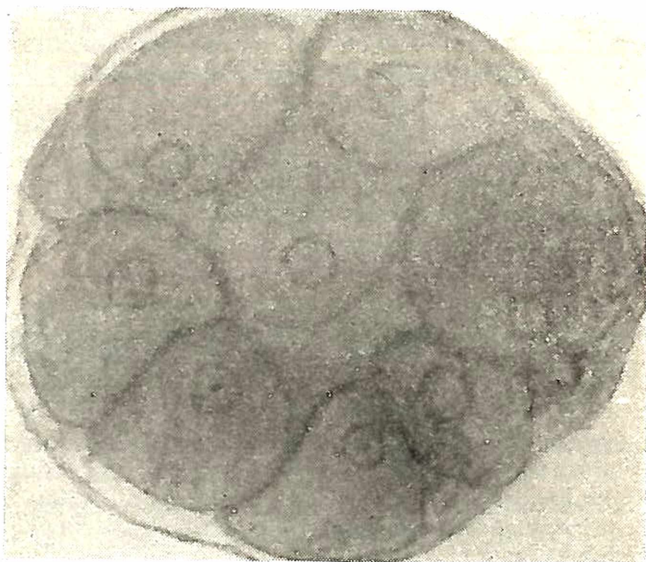
Apie 1,5—2,5 paros po apvaisinimo rastas kiaušintakyje maždaug 0,1 mm diametro žmogaus gemalas, dviejų pirmųjų ląstelių, blastomerų, stadijoje. Abi ląsteles supa skaidrusis dangalas. Tarp pastarojo ir ląstelių paviršiaus matomi redukciniai kūneliai (17 pav., apačioje, dešinėje).

Trijų parų po apvaisinimo žmogaus gemalas yra kaip ląstelių kamuolėlis, morula, maždaug 0,1 mm diametro, sudarytas iš 12 ląstelių (18 pav.).

Keturių parų žmogaus gemalas, rastas gimdos ertmėje, yra 0,1 mm diametro, sudarytas iš 58 ląstelių. Gemalo paviršiuje dar tebėra skaidrusis dangalas, po kuriuo matomi du redukciniai kūneliai. Gemalo ląstelės jau susiskirsčiusios į dvi dalis. Viena ląstelių eilė gemalo paviršiuje sudaro trofoblastą, o likusios gemalo viduje, susiglaudusios į kamuolėlį,— embrioblastą. Tarp embrioblasto ir trofoblasto jau matomas siauras plyšys — blastocistos ertmės pradžia (19 pav.). Taigi 4 parų žmogaus gemalas jau yra užbaigęs segmentaciją ir pradėjęs pereiti iš morulos stadijos į blastocistos stadiją. Visą segmentacijos laikotarpį žmogaus



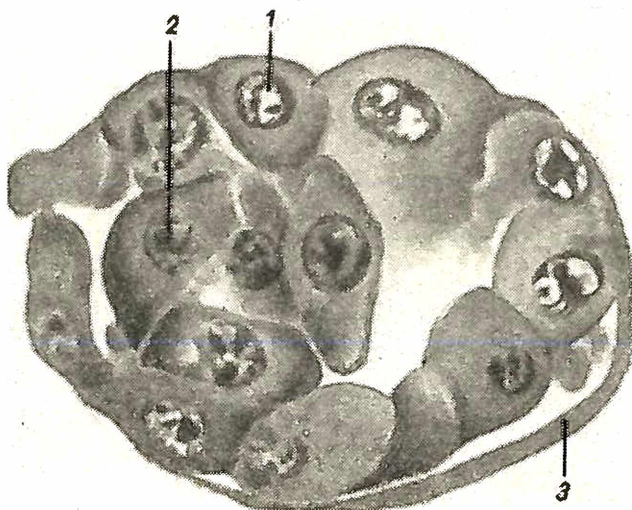
17 pav. Maždaug 1,5—2,5 parų po apvaisinimo kiaušintakyje rastas žmogaus gemalas (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas)



18 pav. Trijų parų po apvaisinimo žmogaus gemalas ankstyvos morulos stadijoje (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas)

gemalas būna apie 0,1 mm diametro, nes segmentacijos metu tik daugėja ląstelių skaičius ir kartu mažėja ląstelės, bet bendras gemalo masės kiekis beveik nekinta.

Žmogaus gemalas, atėjęs iš kiaušintakio į gimdos ertmę, dar maždaug 3—4 paras būna laisvas gimdos ertmėje, nesusirišęs su gimdos gleivine. Per tą laiką jis pereina iš morulos į blastocistos stadiją.



19 pav. Keturių parų žmogaus gemalas, pereinantis iš morulos į blastocistos stadiją (piūvis)

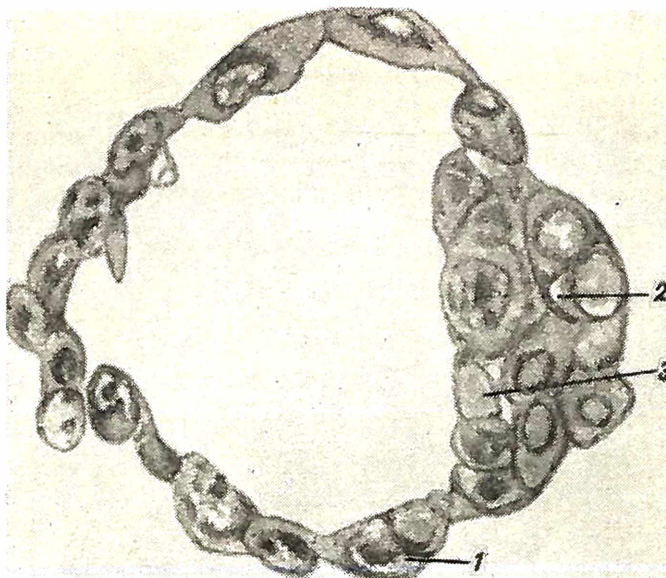
1 — trofoblastas; *2* — embrioblastas; *3* — skaidrusis dangalas (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas)

Keturių-penkių parų žmogaus gemalas dar vis apie 0,1 mm diametro, sudarytas iš 107 ląstelių. Jis jau yra blastocistos stadijoje (20 pav.). Gemalo paviršiuje nematyti skaidriojo dangalo. Segmentacijos pabaigoje išnykus skaidriajam dangalui, gemalo vystymesi jau vyksta ne vien ląstelių dauginimasis, bet ir didėjimas; kartu auga ir visas gemalas.

Keturių-penkių parų žmogaus gemalo paviršinis ląstelių sluoksnis sudaro trofoblastą. Po juo yra jau gerai išsivysčiusi blastocistos ertmė. Embrioblastą sudarantis gemalo ląstelių kamuolėlis guli blastocistos ertmėje ekscentriškai, prisiglaudęs prie vieno trofoblasto šono. Į blastocistos ertmę atkreiptos kelios embrioblasto ląstelės, išsirikiavusios vienu sluoksniu, sudaro entodermos pradžią.

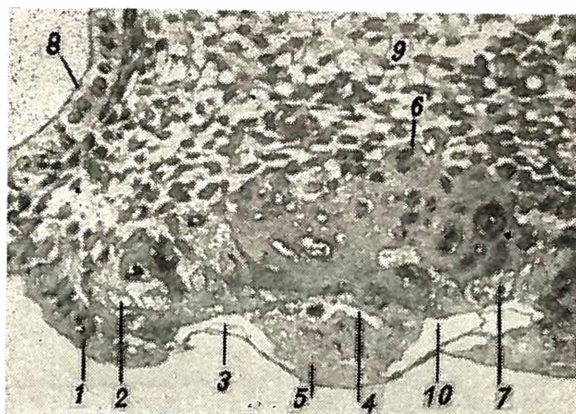
Žmogaus gemalo įsiskverbimas į gimdos gleivinę — i m p l a n t a c i j a — prasideda apie šeštąją parą po apvaisinimo.

Septynių su puse parų žmogaus gemalas (maždaug 0,2 mm diametro) vienu savo šonu jau įsiskverbęs į gimdos gleivinę. Visas



20 pav. Keturių—penkių parų žmogaus gemalas blastocistc stadijoje (piūvis) (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas)

1 — trofoblastas; 2 — embrioblastas; 3 — entodermos užuomazga



21 pav. Septynių su puse parų žmogaus gemalas (piūvis), vienu šonu jau įsiskverbęs į gimdos gleivinę (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas)

1 — gimdos epitelis; 2 — įsiskverbiantis į gimdos gleivinę žymiai sustorėjęs trofoblastas; 3 — plonas trofoblastas iš gimdos ertmės pusės; 4 — amnionas; 5 — entoderma; 6 — sinciotrofoblastas; 7 — citotrofoblastas; 8 — gimdos liaukos epitelis; 9 — gimdos gleivinės jungiamasis audinys; 10 — blastocistos ertmė

priešingas gemalo šonas, atkreiptas į gimdos ertmę, dar nepadengtas gimdos gleivine (21 pav.). Gemalas labai suplokštėjęs lygiagrečiai su gimdos vidiniu paviršiumi. Šis suplokštėjimas gali būti dirbtinis, susidaręs paruošiant preparatą tyrimui. Trofoblastas iš gimdos ertmės pusės sudarytas iš vieno sluoksnio plokščių ląstelių, plonas. Iš gimdos gleivinės pusės įsirausiantis į gimdos gleivinę trofoblastas storas, ir jame jau pradeda aiškėti du sluoksniai. Vidinis sluoksnis iš vienos ląstelių eilės, aiškiomis ląstelių ribomis, vadinamas citotrofoblastu. Pastarojo išorėje esantis išorinis trofoblasto sluoksnis, kuriame ląstelių ribų jau nesimato, vadinamas sinciciotrofoblastu. Jis vystosi iš citotrofoblasto. Sinciciotrofoblastas, matomai, vystosi veikiamas gimdos gleivinės, nes, gemalui pradėjus skverbtis į gimdos gleivinę, jis pirmiausia atsiranda toje trofoblasto paviršiaus pusėje, kuri pirmiausia sueina į kontaktą su gimdos gleivine. Iš gimdos gleivines pusės sinciciotrofoblasto paviršius nelygus, nes jau pradeda susidaryti trofoblasto iškyšuliai į gimdos gleivinę, vėliau vadinami trofoblasto gaureliais. Tuo būdu trofoblastas didina savo kontakto su gimdos gleivine paviršių. Trofoblasto apsuptas embrioblastas priglunda prie storosios trofoblasto pusės, įsiskverbiančios į gimdos gleivinę. Embrioblasto ląstelės, atkreiptos į blastocistos ertmę, išsidėsčiusios vienu sluoksniu, sudaro entodermos pradžią. Likusiame embrioblaste jau matosi nedidelis plyšelis, kuris sudaro amniono ertmės pradžią. Tuo būdu čia jau pradeda susidaryti embrioninis skydas, į kurio sudėtį įeina entoderma ir ties ja esanti amiono sienelės ektoderma. Tarp embrioblasto ir trofoblasto esanti blastocistos ertmė suplokštėjusi. Gimdos gleivinė šiuo metu yra pasiekusi didžiausią savo išsivystymą (sekrecijos fazė). Tose gimdos gleivinės epitelio ląstelėse, kurios liečia trofoblastą, matomi distrofijos reiškiniai: jas griauna trofoblastas. Gemalo trofoblastas tirpina, ardo gimdos gleivinės epitelį ir poepitelinį jungiamąjį audinį. Tos vietos gimdos gleivinėje susidaro dauba, kurią užima gemalas.

Aštuonių parų žmogaus gemalas (maždaug 0,2 mm diametro) jau visas įsiskverbęs į gimdos gleivinę, ir pastaroji jau dalinai padengia iš gimdos ertmės pusės gemalo kraštus. Taigi čia jau baigiasi gemalo implantacija. Trofoblastas jau sustorėjęs aplink visą gemalą: ir iš gimdos sienelės, ir iš gimdos ertmės pusės. Jis jau turi raukšlių formos iškyšulius į gimdos gleivinę. Blastocistos ertmė visiškai sumažėjusi ir atrodo tik kaip plyšelis. Aiškiai matoma maža amniono ertmė ir ją supantis, amniono sienelę sudarantis, vienas ląstelių sluoksnis, ektoderma.

Kai kurie autoriai (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas) nurodo, kad žmogaus embriono amnionas vystosi iš dviejų šaltinių: į embrioninio skydo sudėtį įeinanti amniono sienelės dalis vystosi anksčiau ir iš embrioblasto, o likusi amniono sienelės dalis vystosi vėliau ir iš amniono ląstelių, kurios išeina iš trofoblasto. Šią pažiūrą dar reikia patikrinti.

Iš blastocistos ertmės pusės prie amniono sienelės ektodermos prisiglaudęs entodermos ląstelių sluoksnis. Entoderma su ties ja esančia amniono sienelės ektoderma sudaro jau aiškų dvisluoksnį embrioninį skydą. Tarp embrioblasto ir trofoblasto čia jau matotomos pavienės ląstelės, vadinamojo m e z o b l a s t o ląstelės. Kai kurie autoriai mezoblastą vadina ekstraembrionine, arba morulos, mezoderma.

Kaip matėme, žmogaus gemalas įsiskverbia į gimdos gleivinės paviršinio, funkcinio, sluoksnio kompaktinę dalį, o kitų žinduolių pasilieka ir vystosi gimdos ertmėje neįsiskverbęs.

Žmogaus gemalas gali implantuotis bet kurioje gimdos ertmės vietoje, tačiau dažniausiai įsitvirtina priekinės ar užpakalinės gimdos sienelės pusės viršutinėje dalyje, arčiau gimdos dugno.

Kartais gemalas implantuojasi arti gimdos kaklelio. Tada besivystanti placenta gali uždengti gimdos kaklelio angą (placenta praevia). Tokia placentos padėtis anksčiau ar vėliau prieš gimdymą sukelia pavojingus kraujavimus.

Implantacijos metu iš vienos pusės trofoblastas tirpina gimdos gleivinę ir į ją skverbiasi, iš kitos pusės puri ir sustorėjusi gimdos gleivinė sudaro reikiamas sąlygas trofoblastui, o kartu ir visam gemalui į ją įsiskverbti. Kai trofoblasto skverbimasis į gimdos gleivinę yra per smarkus, tai trofoblastas veikia kaip gimdą ardantis piktybinis audinys (chorionepithelioma). Jei gimdos gleivinė yra nepasiruošusi trofoblasto įsiskverbimui, gemalas, negalėdamas į ją įsiskverbti, žūva.

Veikiant trofoblastui gimdos gleivinę, pastarosios irimo produktai panaudojami gemalo mitybai. Šioje yrančioje gimdos gleivinėje aplink gemalą anksti pradeda atsirasti fibrinoidas. Tai į fibriną panaši homogeninė masė, tačiau kilusi ne iš kraujo, bet iš trofoblasto ir iš gimdos gleivinės decidualinių ląstelių. Einant dar giliau, aplink gemalą yra leukocitų turintis gimdos gleivinės sluoksnis, už kurio yra jau nepakitusi normali sekrecijos fazės gimdos gleivinė.

Devynių parų žmogaus gemalas yra apie 0,4 mm diametro. Visame jo trofoblaste jau aiškiai galima skirti vidinį citotrofoblasto sluoksnį ir išorinį sinciciotrofoblasto sluoksnį. Pastarajame jau matomos pradėjusios susidaryti ertmės — lakunos. Dalis s i n c i c i o t r o f o b l a s t o l a k u n i n i ų e r t m i ų, trofoblastui ardant gimdos gleivinės sinusinių kapiliarų sienelę, jau turi ryšį su motinos krauju ir yra jo užpildomos. Tačiau dauguma jų šiuo metu užpildytos audinių skysčiu, plazma. Minėtosios ertmės, susijungusios tiesiog su gimdos gleivinės sinusinio tipo kraujagyslių kapiliarais, jau šioje vystymosi stadijoje duoda pradžią uteroplacentinei kraujotakai, kuri dar tik pradeda susidaryti.

Šiuo metu gemalas gauna iš motinos maistą ir deguonį pro sinciciotrofoblasto ir citotrofoblasto sluoksnius. Neretai sinciciotrofoblasto fagocituose pastebima įvairios kraujo ląstelės.

Dvisluoksnis embrioninis skydas šioje vystymosi stadijoje sudarytas iš vieno sluoksnio aukštų amniono ektodermos ląstelių ir vieno sluoksnio žemų daugiakampių entodermos ląstelių su palyginti dideliu branduoliu. Likusi, į embrioninio skydo sudėtį neįeinanti amniono sienelė sudaryta iš vieno sluoksnio žemų ektodermos ląstelių.

Iki šiol buvusi maža, vien skysčiu užpildyta blastocistos ertmė dabar jau padidėja ir suapskritėja. Gemalui plečiantis jį supančioje gimdos gleivinėje, tarp trofoblasto ir embrioblasto matyti nedidelis kiekis retai pasiskirsčiusių daugiakampių, savo ataugomis tarpusavyje susirišusių ląstelių. Šis ląstelių tinklas vadinamas mezoblastu (žr. 22 pav.). Buvusi blastocistos ertmė, padidėjusi ir užpildyta mezoblastu, dabar jau vadinama gaurelinio dangalo ertme. Šioje stadijoje jau pradeda išryškėti maža gaurelinio dangalo ertmės dalis, esanti prie entodermos ir visiškai neužpildyta mezoblastu, tai vadinamoji egzocelominė ertmė, būsimojo trynio maišo pradžia. Egzocelominę ertmę nuo likusios gaurelinio dangalo ertmės skiria plonas mezoblasto ląstelių sluoksnis, vadinamas egzocelominė membrana. Vadinasi, minėtosios ertmės sienelę ties embrioniniu skydu sudaro šio skydo entodermos sluoksnis, o už embrioninio skydo ribų — entodermos tęsiniu einanti egzocelominė membrana.

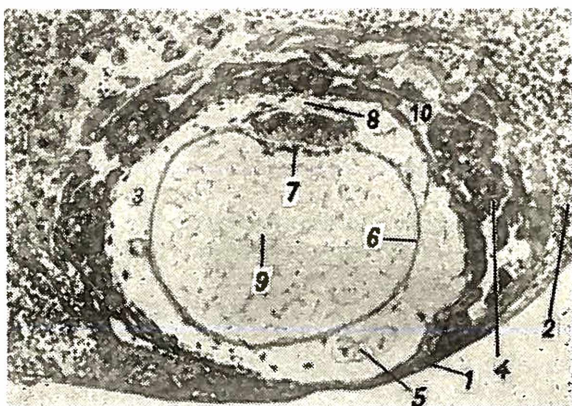
Vienuolikos dienų žmogaus gemalo diametras maždaug 0,7 mm. Jo į gimdos gleivinę įsiskverbimo anga jau labai susiaurėjusi. Ir 12 dienų gemalo ši anga dar ne visai užsidariusi. 11—12 dienų žmogaus gemalo sinciciotrofoblastas dar labiau išsišakojęs, negu ankstesnėse stadijose. Dauguma jo lakuninių ertmių susijungia tarpusavyje bei su motinos gimdos gleivinės sinusinio tipo kapiliarais ir todėl užsipildo motinos krauju. Aplink gemalą gimdos gleivinėje pastebima labiau išsiplėtusių krauju perpildytų kraujagyslių ir vietomis kraujo išsiliejimų (hemoragijų). Šioje stadijoje greitai auga trofoblastas ir didėja gaurelinio dangalo ertmė. Citotrofoblastas sudaro gaurelinio dangalo ertmės sienelę iš vieno mažų ląstelių sluoksnio. Citotrofoblasto išorėje yra storas sinciciotrofoblastas, kuris iškloja lakunines trofoblasto ertmes ir sudaro besivystančius trofoblasto gaurelius. Šioje vystymosi stadijoje į gimdos gleivinę atkreiptame paviršiuje sinciciotrofoblastas jau turi šepečio formos kutikulą. Didėjant gaurelinio dangalo ertmei, užpildytai mezoblastu, didėja ir egzocelominė ertmė, išklota iš mezoblasto kilusia egzocelomine membrana (22 pav.).

Mezoblasto kilmės klausimas galutinai neišspręstas. Dauguma autorių nurodo, kad jis kilęs iš embrioblasto, kai kurie — kad iš citotrofoblasto (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas).

Ligi šios vystymosi stadijos vis dar dvisluoksnis (iš ektodermos ir entodermos) embrioninis skydas auga lėčiau, negu likusis gemalas.

Penkiolikos dienų žmogaus gemalas — apie 1,3 mm diametro. Jo implantacijos anga gimdos gleivinėje vis dar neužsidariusi ir

padengta kraujo krešuliu. Mat, šiuo metu, susijungiant trofoblasto lakuninėms ertmėms su gimdos gleivinės sinusinėmis kraujagyslėmis, motinos kraujas gali patekti ir į gimdos liaukų kanalėlius, o iš čia pro implantacijos angą į gimdos ertmę. Šis reiškinys tada gali simuliuoti mėnesines ir tuo klaidinti nėštumo pradžios nustatymą. Augančio trofoblasto gaurelių viršūnių sinciciotrofoblasto gabalai, atsiskyrę nuo trofoblasto, patenka į gimdos gleivinę ir joje matomi kaip gigantinės ląstelės.



22 pav. Dvylikos parų žmogaus gemalas (piūvis) (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas)

1 — gimdos epitelis; *2* — gimdos gleivinės jungiamasis audinys; *3* — citotrofoblastas; *4* — sinciciotrofoblastas; *5* — gaurelinio dangalo ertmė su mezoblasto ląstelių tinklu; *6* — egzocelominė membrana; *7* — entoderma; *8* — amnionas; *9* — egzocelominė ertmė; *10* — sinciciotrofoblasto lakuninės ertmės, susijungusios su gimdos gleivinės sinusinio tipo kraujagyslėmis

Trofoblasto gaurelių ašį jų pagrinde šioje stadijoje jau sudaro mezoblastas, kuriame pastebimos apskritos ląstelės, vadinamos a n g i o b l a s t a i s, sudarančios gemalo kraujo ir kraujagyslių pradžią. Tokią mezoblastinę trofoblasto gaurelių ašį supa citotrofoblastas ir sinciciotrofoblastas. Pradėjus trofoblasto gaureliuose susidaryti mezoblastinei ašiai ir joje vystytis kraujagyslėms, trofoblastas toliau jau vadinamas g a u r e l i n i u d a n g a l u. Trofoblasto, jau vadinamo gaureliniu dangalu, gaurelių viršūnės, ardydamos gimdos gleivinę, pragraužia jos kraujagysles, iš kurių išsiliejęs motinos kraujas užpildo ertmes tarp gaurelinio dangalo gaurelių.

Šioje vystymosi stadijoje žymiai padidėja gaurelinio dangalo ertmė ir joje pagausėja mezoblasto.

Šioje stadijoje jau matome trynio maišo išsivystymo pradžią. Trynio maišas susidaro iš egzocelominės ertmės, pastarajai žymiai sumažėjant. Todėl 13 dienų žmogaus gemalo trynio maišas daug mažesnis, negu 11—12 dienų žmogaus gemalo toje pat vie-

toje buvusi egzocelominė ertmė. Trynio maišo ertmę apribojanti mezoblastinė egzocelominė membrana savo kraštais, esančiais prie embrioninio skydo, tiesiog pereina į šio skydo entodermą. Tuo būdu trynio maišo sienelę ties embrioniniu skydu sudaro šio skydo entoderma, o toliau, aplink likusią trynio maišo sienelę — mezoblastas. Šioje vystymosi stadijoje mezoblastinė trynio maišo sienelė greitai tampa dvisluoksne, nes embrioninio skydo entoderma



23 pav. Dviejų savaičių žmogaus gemalas (piūvis) (A. Knorė)
1 — trynio maišas; 2 — gaurelinio dangalo ertmė; 3 — amnionas; 4 — kraujo išsiliejimai gimdos gleivinėje; 5 — gimdos gleivinė

savo kraštais išplinta visame trynio maišo viduje ir sudaro entoderminį trynio maišo epitelį. Tada vidinį trynio maišo sienelės sluoksnį sudaro ekstraembrioninė trynio maišo entoderma, kuri embrioninio skydo kraštuose tiesiog pereina į embrioninę embrioninio skydo entodermą. Ekstraembrioninės trynio maišo entodermos išoriniame paviršiuje lieka mezoblastinių ląstelių sluoksnis — buvusi egzocelominė membrana.

Amniono ertmė didėja. Esantis prie trynio maišo amniono epitelis aukštas; likęs amniono sienelės epitelis žemas.

Dviejų savaičių žmogaus gemalo (A. Knorė) implantacijos anga motinos gimdos gleivinėje jau visiškai padengta gimdos gleivinės jungiamuoju audiniu ir epiteliu (23 pav.).

Gaurelinio dangalo visų pusių gaureliai beveik vienodai išsivystę. Nors šioks toks skirtumas yra: į gimdos sienelę atkreiptos

gaurelinio dangalo pusės gaureliai nežymiai didesni, negu į gimdos ertmę atkreiptos gaurelinio dangalo pusės. Gaurelius dengia citotrofoblastas ir sinciciotrofoblastas. Citotrofoblastas sudarytas iš vieno sluoksnio kubinių ląstelių. Jo išorėje esantis sinciciotrofoblastas dabar jau suplonėjęs (2—10 μ storio), nelygus. Sinciciotrofoblasto branduoliai įvairaus dydžio, vietomis susigrupavę po keletą.

Gaurelinio dangalo gaurelių viršūnės anastomozuoja tarp savęs. Nuo gaurelių viršūnių vietomis atsiskiria sinciciotrofoblasto dalys kaip gigantiškos ląstelės su vienu arba daugeliu branduolių. Šios gigantiškos ląstelės netaisyklingos formos, su oksifiline citoplazma. Vietomis jos giliai įsiskverbusios į gimdos gleivinę.

Mezoblastiniame gaurelinio dangalo gaurelių audinyje greta įvairios formos ląstelių jau matoma ir smulkių skaidulėlių.

Amniono dugnas, įeinantis į embrioninį skydą, sudarytas iš vieno sluoksnio aukštų prizminių ląstelių, likusi amniono sienelė — iš vieno sluoksnio plokščių ektodermos ląstelių, virš kurių yra plokščių mezoblasto ląstelių sluoksnis.

Trynio maišo sienelės dalis, įeinanti į embrioninio, šioje stadijoje dar vis dvisluoksnio, skydo sudėtį, sudaryta iš vieno sluoksnio prizminių entoderminių ląstelių. Likusi trynio maišo sienelė sudaryta iš netaisyklingos formos entoderminių ląstelių.

Trynio maišo entoderminių ląstelių sluoksnio išorėje yra mezoblasto plokščių ląstelių sluoksnis, kuriame matomi ląstelių susibūrimai, sudarantieji trynio maišo sienelėje kraujo ir kraujagyslių pradžią. Trynio maišo sienelė yra pirmasis kraujo gamybos organas. Žmogaus, kaip ir kitų žinduolių gyvūnų, trynio maiše trynio nėra. Žmogaus gemalo trynio maišas užpildytas skysčiu, kuriame yra baltymų ir druskų.

Dviejų savaičių žmogaus gemalo embrioniniame skyde jau pastebima pirminio ruožo ir iš jo mezodermos vystymosi pradžia. Žmogaus gemalo pirminis ruožas, pirminis mazgas ir galvos atauga vystosi panašiai kaip paukščių ir žinduolių gyvūnų. Minėtosios dalys vystosi per 14—18 embrioninio vystymosi dienas. Ląstelės, susikoncentruodamos būsimojoje užpakalinėje embrioninio skydo dalyje, sudaro čia pailgą sustorėjimą, vadinamą pirminiu ruožu. Į embrioninio skydo centrą, o tuo pačiu ir į būsimąją priekinę jo dalį atkreiptame pirminio ruožo gale susidaro ląstelių susibūrimas, mazgas, vadinamas pirminiu mazgu. Tuo metu iš amniono ertmės pusės pirminiame ruože, vidurinėje jo linijoje, susidaro vagelė, vadinama pirmine vagele. Pirminis mazgas įlinksta trynio maišo link, sudarydamas pirminę duobę. Prieš pirminę duobę esančios ektodermos ląstelės besidaugindamos slenka pro pirminės duobės priekinį kraštą link jos dugno ir iš ten pailgu ruožu auga vėl į priekį tarp ektodermos ir entodermos. Šis ląstelių ruožas sudaro galvos ataugą, arba nugaros stygos ataugą, iš kurios vystosi nugaros styga.

Pirminės duobės priekinis kraštas, augdamas į užpakalį ir uždengdamas pirminę duobę, užslenka ant nemažos pirminio ruožo pirminės vagelės priekinės dalies. Dėl to vystantis galvos ataugai, pirminio ruožo priekinis galas trumpėja. Besidaugindamos pirminio ruožo ląstelės ties pirmine vagele nugrimzta į jos dugną ir, pasisukusios į pirminio ruožo šonus, nuo pastarųjų plinta į šalis ir į priekį. Jos plinta galvos ataugos šonais į tarpą tarp embrioninio skydo ektodermos ir entodermos, sudarydamos mezodermos pradžią. Tuo pat metu užpakalinis pirminio ruožo galas auga toliau į užpakalį, ir embrioninis skydas ilgėja. Vystantis nugaros stygai, ties ja esanti ektoderma pradeda sudaryti nervinę plokštelę. Vėliau ši plokštelė įlinkdama sudaro nervinę vagelę, iš kurios vystosi nervinis vamzdelis, sudarantis nervų sistemos pradžią.

Iš pirminės duobės priekinio krašto išaugant galvos ataugai, embrioninio skydo ektoderma ir entoderma ties šia duobe prasiskiria ir tuo būdu čia trumpam susidaro neilgas kanalas, jungiantis amniono ertmę su trynio maišo ertme. Tai nervinis žarnos kanalas (canalis neurentericus). Besivystant iš pirminio ruožo mezodermai ir iš entodermos pradedant susidaryti pirminei žarnai, šis kanalas greit užsidaro.

Šešiolikos parų žmogaus gemalo diametras apie 2,5 mm (24 pav.). Gemalas jau turi išsišakojusius gaurelinio dangalo gaurelius visame išoriniame paviršiuje. Gimdos sienelės pusės gaureliai tik truputį didesni už gimdos ertmės pusės gaurelius. Ašinėje mezoblastinėje gaurelių dalyje matomos salelių pavidalo embrioninių kraujagyslių užuomazgos. Tokios izoliuotos kraujagyslių užuomazgos žmogaus gemalo embrioninio vystymosi 21—23 dieną pradeda susijungti ir tada gaurelinio dangalo gaureliuose pradeda funkcionuoti e m b r i o n i n ė k r a u j o t a k a. Gemalą supančioje gimdos gleivinėje vis daugiau kraujagyslių atsiveria į gaurelinio dangalo gaurelių tarpus, ir tuo būdu motinos kraujo cirkuliacija aplink gaurelinį dangalą didėja. Didėjant pastarajai, embrioninis skydas, kurio augimas lig šiol buvo palyginti lėtas, dabar pradeda greit diferencijuotis. 16 dienų žmogaus gemalo embrioniniame skyde jau yra pirminis ruožas.

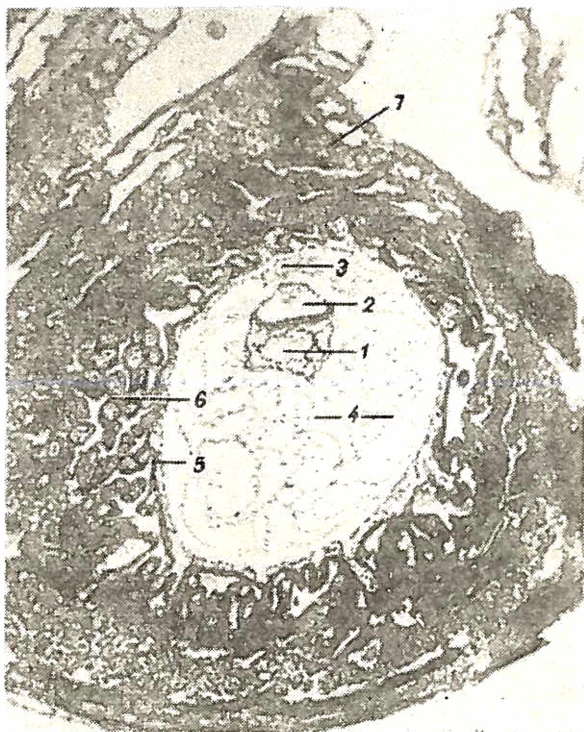
Gaurelinio dangalo ertmėje trynio maišas visada yra atkreiptas į gaurelinio dangalo ertmės vidų. Jo sienelę sudaro: iš vidaus lygus entoderminis ir iš išorės — raukšlėtas mezoblastinis sluoksnis. Trynio maišo sienelės mezoblastiniame ląstelių tinkle jau matoma kraujagyslių vystymosi pradžia — embrioninių kraujo ląstelių grupės.

Amnionas didėja. Nuo jo sienelės iki gaurelinio dangalo eina sutankėjusio mezoblasto pluoštas, vadinamas embrionine kojyte, kuri jungia amnioną ir trynio maišą su gaureliniu dangalu.

Ties embrioniniame skyde susidariusiu pirminiu ruožu pastebimas trynio maišo iškyšulys, įaugantis į embrioninę kojytę. Jis sudaro alantojo vystymosi pradžią. Žmogaus ir aukštesniųjų

beždžionių alantojis silpnai išsivysto ir greitai nyksta. Žmogaus embriono alantojo pasieniais vėliau iš embriono į placentą išauga bambinės, arba alantoidinės, kraujagyslės, kuriomis vyksta medžiagų apykaita tarp embriono ir motinos.

Gaurelinio dangalo ertmėje tebėra pasklidęs mezoblasto tinklas. Gaurelinio dangalo, amniono ertmės ir embrioninis skydas



24 pav. Šešiolikos parų žmogaus gemalas (piūvis) (A. Hertigas, J. Rokas, E. Edemsas)

1 — trynio maišas; *2* — amnionas, *3* — embrioninė kojytė; *4* — gaurelinio dangalo ertmė; *5* — citotrofoblastas; *6* — gaurelinio dangalo gaureliai; *7* — gimdos gleivinės jungiamasis audinys su kraujagyslėmis

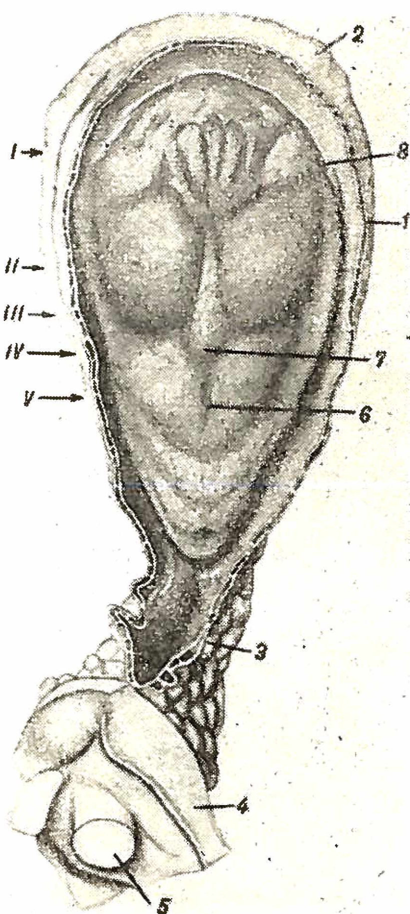
pradeda ryškėti 7 dienų žmogaus gemale. Egzocelominė kaip būsimo trynio maišo užuomazga, pastebima tik 9 dienų žmogaus gemale, o 13 dienų žmogaus gemale jau matomas trynio maišas.

Aštuoniolikos parų žmogaus gemalo embriono užuomazga ovalinės formos, lengvai iškilusi į amniono ertmę (25 pav.). Kaudaliniame gale yra pirminis ruožas su pirminiu mazgu. Į kranialinį galą nuo pirminio mazgo eina iš ektodermos susidariusi nervinė plokštelė, kuri įlinkdama jau sudaro nervinę vagelę.

Embrioninis skydas labai didėja kranialine-kaudaline kryptimi, todėl pirminis ruožas trumpėja ir slenka į embrioninio skydo kaudalinį galą. Labiau auga kranialinis embrioninio skydo galas, silpniau — kaudalinis, silpniausiai — vidurinė dalis. Todėl šios stadijos embrioninis skydas, žiūrint iš amniono ertmės, primena bato pado išvaizdą.

Gaurelinio dangalo gaurelių kraujagyslės 18 dienų žmogaus gemale jau jungiasi su embrione išsivystančiomis kraujagyslėmis.

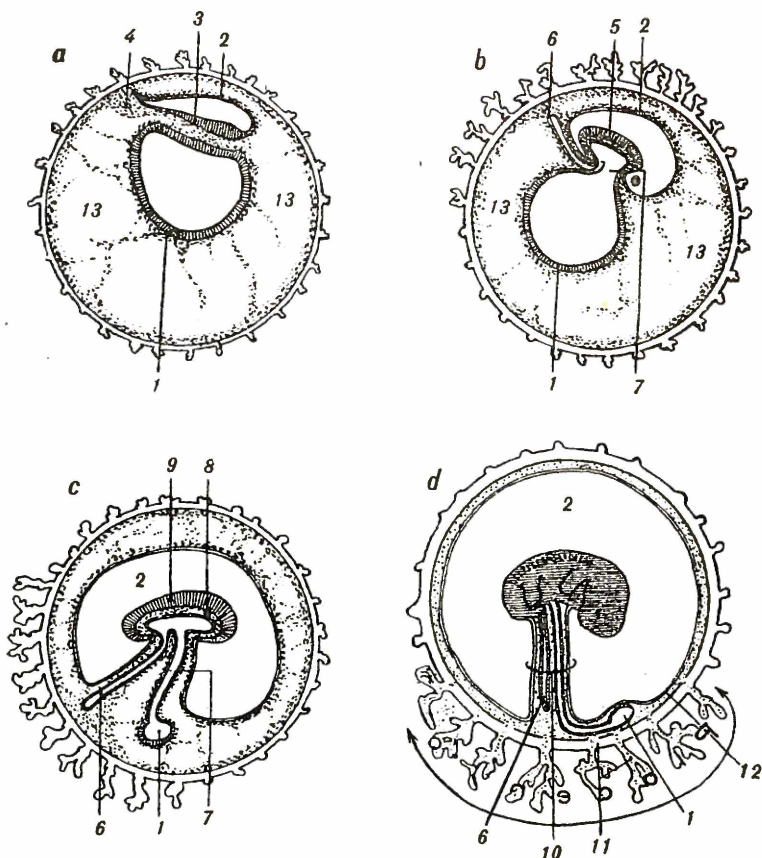
Dvidešimties—dvidešimt vienos dienos žmogaus gemalo nervinės vagelės šonuose susidarantieji nerviniai kranteliai ypač smarkiai auga būsimos galvos srityje. Dėl to priekinis embrioninio skydo galas labai pasistumia kranialinio galo link, pakildamas nuo trynio maišo. Embrioninio skydo entoderma su gretima trynio maišo sienele seka paskui šį kranialinio embrioninio skydo galo išsikišimą. Dėl to čia atsiranda trynio maišo niša, sudaranti kranialinio pirminės žarnos galo užuomazgą. Užpakalinis, kaudalinis, embrioninio skydo galas taip pat iškyla į amniono ertmę ir kaudaliai, tik mažiau negu kranialinis. Esanti prie jo trynio maišo dalis irgi kaudaliai sudaro nišą — kaudalinio pirminės žarnos galo užuomazgą, kuri nuo likusio trynio maišo atsiskiria vis gilėjančia vaga. Ši pirmiausia kranialiniame embrioninio skydo gale, paskui kaudaliniame ir vėliausiai jo šonuose pradėjusi susidaryti vaga atskiria ligšiolinio trynio maišo dalį, esančią prie embrioninio skydo, kaip pirminę žarną, nuo likusio trynio maišo. Susidarančios pirminės žarnos priekinis ir užpakalinis galai šiuo metu pasibaigia aklinai. Priekinį minėtosios žarnos galą uždengianti žarnos entoderma



25 pav. Aštuoniolikos parų žmogaus gemalas (S. Ščelkunovas). Amnionas atidarytas. Matomas embrioninio skydo paviršius iš amniono ertmės pusės

1 — amniono sienelė; *I, II, III, IV, V, 2* — trynio maišas; *3* — embrioninė kojytė; *4* — gaurelinis dangalas; *5* — gaurelinio dangalo gaurelio piūvis; *6* — pirminis ruožas; *7* — pirminis mazgas; *8* — embriono kūno užuomazgą nuo trynio maišo atskirianti raukšlė

drauge su ties ja esančia ir prie jos dabar prisiglaudusia kūno paviršiaus ektoderma sudaro **ryklinę membraną**. Užpakalinį šios žarnos galą uždengianti žarnos entoderma drauge su ties ja esančia kūno paviršiaus ektoderma sudaro **kloakinę**



26 pav. Embrioninis žmogaus dangalų vystymasis (piūvio schema) (M. Korningas)

a — žmogaus gemalas embrioninio skydo susidarymo stadijoje; *b, c, d* — viena po kitos einančios vėlesnės žmogaus gemalo vystymosi stadijos: *1* — trynio maišas; *2* — amnionas; *3* — embrioninis skydas; *4* — embrioninė kojytė; *5* — embriono kūno užuomazga; *6* — alantojis; *7* — trynio maišą su pirmine žarna jungiantis kanalas (ductus omphaloentericus); *8* — entoderma; *9* — nervinė plokštelė; *10* — virkštelė; *11* — vešlusis gaurelinis dangalas; *12* — mezodermos sluoksnis tarp amniono ektodermos ir gaurelinio dangalo trofoblastinio epitelio; *13* — gaurelinio dangalo ertmė su mezoblasto ląstelių tinklu joje

membraną. Ties viduriu pirminė žarna jungiasi plačiu kanalu *(ductus omphaloentericus)* su trynio maišu. Taip pradeda formuotis embrionas (26 pav.). Pirminis ruožas šioje vystymosi stadijoje dar labiau sutrumpėja, ir kaudalinis jo galas užlinksta ventraliai.

Šioje vystymosi stadijoje formuojasi pirmieji mezodermos segmentai. Šių segmentų susidarymas vyksta taip: iš nugaros stygos pusės į mezodermą susidaro gilios vagos ir tarp jų auga segmentai. Pirmiausia atsiranda trečioji mezodermos segmentų pora šiek tiek kranialiau nuo siauriausios vidurinės embriono užuomazgos dalies. Antroji, o po to ir pirmoji segmentų pora susiformuoja kiek vėliau. Pastarosios abi segmentų poros yra lerviniai segmentai. Susidarius trečiajai segmentų porai, vėliau kiekvieną sekančią vystymosi parą susidaro vis naujos dvi—trys segmentų poros. Nauji segmentai, išskyrus lervinius, formuojasi anksčiau susidariusių segmentų kaudalinėje pusėje. Ketvirtoji segmentų pora vystosi ties siauriausia embriono užuomazgos vieta. Mezodermos segmentų ribos matomos embriono užuomazgos paviršiuje iš amniono ertmės pusės. Minėtieji segmentai šonuose pereina į mezodermos segmentų kojytes, kurios lyg mezodermos segmentų sąsmaukos riša juos su ventraliai nuo jų esančia nesegmentuota mezodermos dalimi. Kaip aukščiau peržvelgtų gyvūnų, taip ir žmogaus nesegmentuotoji mezodermos dalis jau savo vystymosi pradžioje suskyla į du lapelius: vidinis, prisiglaudęs prie entodermos, vadinamas splanchnopleura, o išorinis, esąs arčiau ektodermos, vadinamas somatopleura. Tarp splanchnopleuros ir somatopleuros atsirandanti ertmė vadinama c e l o m u — kūno ertme.

Kiekvienas mezodermos segmentas ta pačia tvarka, kaip susidarė, skyla į tris dalis. Kiekvieno jų medialinė-ventralinė dalis sudaro s k l e r o t o m ą, lateralinė-dorsalinė — d e r m a t o m ą, o tarp sklerotomo ir dermatomo likusi dalis — m i o t o m ą (27 pav.). Sklerotomo ląstelės pasiskirsto tinklu aplink nugaros stygą ir nervinį vamzdelį, sudarydamos gemalinius lapelius jungiančią mezenchimą. Vėliau iš šių sklerotomo ląstelių vystosi stuburo skeletas. Dermatomo ląstelės kaip mezenchiminių ląstelių tinklas pasiskirsto po kūno paviršiaus ektodermą. Iš jų formuojasi nugarinės odos poepiteliniai sluoksniai — derma. Iš miotomo atsiranda skersaruožiai skeleto raumenys.

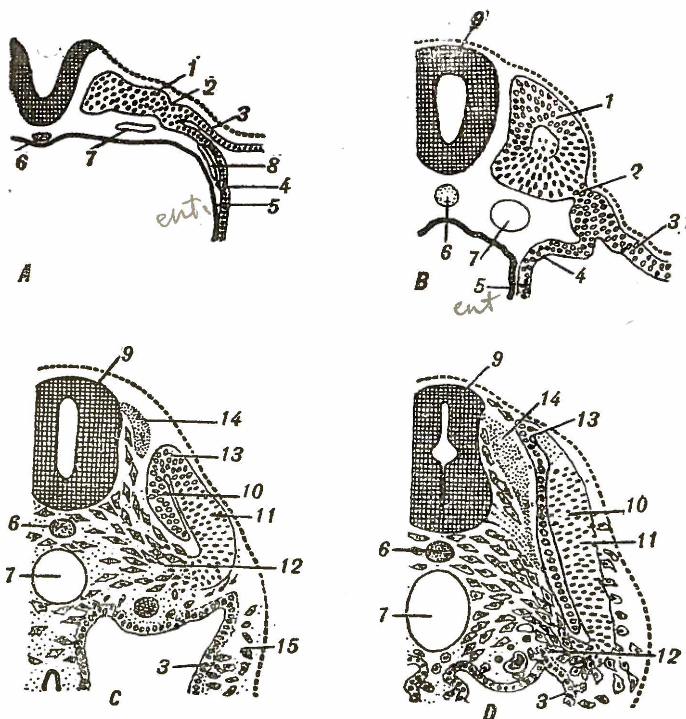
Iš mezodermos segmentų kojyčių paskui vystosi visos inkstų vystymosi stadijos.

Celomas toliau vystosi į pilvo, pleuros ir perikardo ertmes. Iš dalies splanchnopleuros ir somatopleuros ląstelių susidaro pilvo, pleuros ir perikardo ertmes išklojantis epitelis, vadinamas mezoteliu. Kita šių ląstelių dalis pasiskirsto po mezoteliu mezenchiminiu tinklu, iš kurio vėliau vystosi kūno ertmių pomezoteliniai audiniai. Tarp gemalinių lapelių išsivystanti mezenchima išplinta visų organų užuomazgose, lydėdama kraujagysles. Iš mezenchimos vystosi kraujas, kraujagyslės, kaulai, kremzlės, visos jungiamojo audinio rūšys ir lygieji raumenys.

Dvidešimt vienos—dvidešimt trijų dienų žmogaus gemalo gaurelinio dangalo gaureliuose pradeda veikti embrioninė kraujotaka.

Dvidešimt dviejų dienų žmogaus embrionas jau turi apie 8 segmentų poras. Galvinis jo galas ir širdies užuomazgos sritis

išsikiša virš trynio maišo kranialiai, o uodegos pumpuras — kaudaliai. Vaga, skirianti pirminę žarną ir visą embrioną nuo trynio maišo, dabar žymiai gilesnė. Nervinės vagelės šonai ties 4—6 segmentų pora jau susijungę ir čia sudaro nervinį vamzdelį, kuris abiejuose embriono galuose pereina į dar atvirą nervinę vagelę.



27 pav. Žmogaus embriono mezodermos diferenciacija (schema) (M. Klara)

A — žmogaus gemalas, turintis dar tik *5—6* mezodermos segmentų poras; *B* — žmogaus gemalas, turintis 13—14 mezodermos segmentų porų; *C, D* — dar vėlesnės stadijos: *1* — mezodermos segmentas; *2* — mezodermos segmento kojytė; *3* — somatopleura; *4* — splanchnopleura; *5* — entoderma; *6* — nugaros styga; *7* — aorta; *8* — pirminės žarnos sienelės kraujagyslės; *9* — nervinis vamzdelis; *10* — miotomas; *11* — dermatomas; *12* — sklerotomas; *13* — dorsalinis mezodermos segmento kraštas; *14* — nugarinis ganglijas; *15* — mezenchima

Pirminis ruožas kaudaliniame embriono gale labiau sutrumpėjęs. Maždaug 23 dienų žmogaus embrionas jau turi 10 segmentų porų. Jo iš nervinės vagelės susidarantis nervinis vamzdelis kranialiai jau praeina pro pirmąją segmentų porą ir pasiekia būsimąją vidurinių galvos smegenų sritį, o kaudaliai — paskutinės segmentų poros sritį. Greičiau vystosi embriono galvinis galas. Kranialiniame dar atvirame nervinės vagelės gale, jos šonuose jau susidariusios lėkštos duobelės — a k i ų u ž u o m a z g o s. Nervinio vamzdelio galvinės angos šonuose embriono paviršiaus ektoder-

minio epitelio sustorėjusios plokštelės sudaro vidinės ausies užuomazgą.

Ties kranialiniu pirminės žarnos galu iš embriono kūno paviršiaus matomas įdubimas — pirminė burna (*stomodaeum*) — ir žemiau jos — pirmasis žiaunų lankas.

Maždaug 24 dienų žmogaus embrionas turi 15 segmentų porų. Ties trečiąja ir ketvirtąja tokio embriono segmentų poromis ventralinėje embriono sienelėje jau pradeda susidaryti pumpuro formos viršutinių galūnių užuomazgos. Jas sudaro toje vietoje greičiau augančios mezenchimos iškyšuliai, padengti embriono paviršiaus ektoderma. Apatinių galūnių užuomazgų susidarymo pradžia dar vos pastebima.

Apie 25—26 embrioninio vystymosi dieną žmogaus embrionas jau turi 20 segmentų porų ir jo galai pradeda užlinkti į ventralinę pusę. Gilėjant sąsmaukai, skiriančiai pirminę žarną nuo trynio maišo, plonėja ir ilgėja kanalas, jungiantis šią žarną su trynio maišu (ductus omphaloentericus). Trynio maišas mažėja, o vėliau jis pats ir jo kraujagyslės išnyksta. Minėtoji sąsmauka drauge su šiuo metu čia iš visų pusių įlinkstančia didėjančio amniono sienele sudaro bambos virkštelės pradžią.

Dvidešimt dvi—dvidešimt septynias segmentų poras turinčio maždaug 27 dienų žmogaus embriono ryklės membrana jau išnykusi ir susiformavusi skydliaukės užuomazga. Pirminės žarnos galvinio galo ventralinėje sienelėje jau susidariusi vagelės formos trachėjos ir plaučių užuomazga. Kaudalinis šios žarnos galas sudaro kloaką, iš kurios išeina alantojis. Nervinis vamzdelis užsidaręs.

Ketvirtosios vystymosi savaitės pabaigoje žmogaus embrionas pradeda įgyti specifinę išorinę formą, kuri nuo kitų žmogui artimų žinduolių embrionų dar mažai tesiskiria.

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje žmogaus embrionas sulinkęs ventraliai lanku taip, kad jo kaktos sritis yra prieš šiuo metu gerai išsivysčiusios uodegos smaigalį. Per trečiąjį embrioninį mėnesį uodega išnyksta.

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje žmogaus embriono paviršiuje jau matomi besivystančių galvos smegenų pūslelių viršugalvio ir sprando išlinkimai. Šiuo metu jau susidariusios akių pūslelės, uodimo duobelės, žiaunų lankai ir žiaunų kišenės, galūnių užuomazgos (28 pav.).

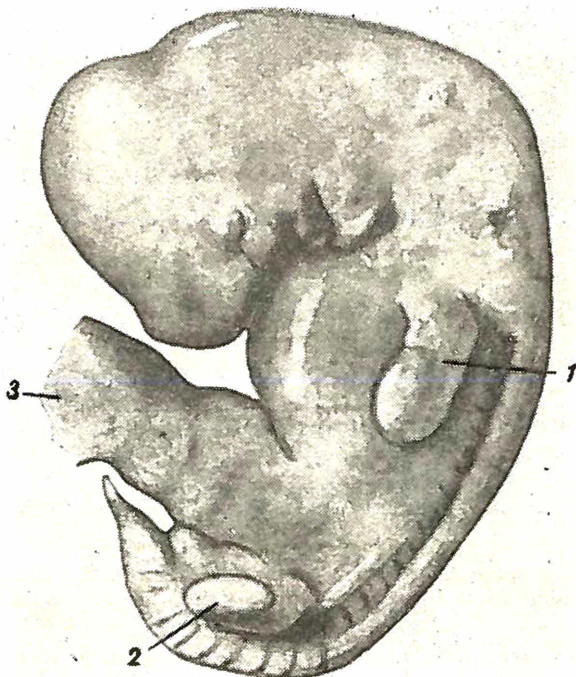
Šeštąją embrioninio vystymosi savaitę galūnėse pradeda ryškėti pagrindinės jų dalys. Septintąją savaitę pradeda atsirasti galūnių pirštų užuomazgos (29 pav.).

Antrojo mėnesio viduryje žmogaus embriono sulinkimas pradeda labai mažėti. Šiuo metu vystosi viršutinio žandikaulio atauga, išorinės ausies užuomazgos. Embriono išorėje nyksta žiaunų lankų ir kišenių tipiškas vaizdas, nes iš jų jau pradeda vystytis kiti atitinkami organai.

Antrojo nėštumo mėnesio pabaigoje žmogaus embrionas įgauna žmogaus išvaizdą. Šiuo metu ryškėja galvos smegenų pusrutulių

vystymasis; jau yra susiformavę: nosis, lūpos, smakras, vokų pradžia. Galūnėse jau yra trumpi, stori pirštai. Baigia nykti uodega.. Galva sudaro beveik pusę viso kūno ilgio.

Trečiąjį embrioninio vystymosi mėnesį žmogaus embriono galva, palyginus ją su liemeniu, vis dar didelė. Liemuo su labai į priekį išsikišusiu pilvu, dubuo mažas, galūnės, ypač apatinės, trumpos. Veidas, palyginus su galva, dar labai mažas. Akys iš



28 pav. Keturiasdešimties parų žmogaus embrionas (S. Ščelkunovas)
1 — viršutinė galūnė; *2* — apatinė galūnė; *3* — virkštelė

šoninės padėties pradeda pereiti į lygiagrečią. Vokai sulimpa ir tokie lieka iki septintojo mėnesio. Ausys, vystantis veidui, kyla aukštyn. Kojos trumpesnės už rankas. Visai išnyksta uodega. Atsidaro analinė anga.

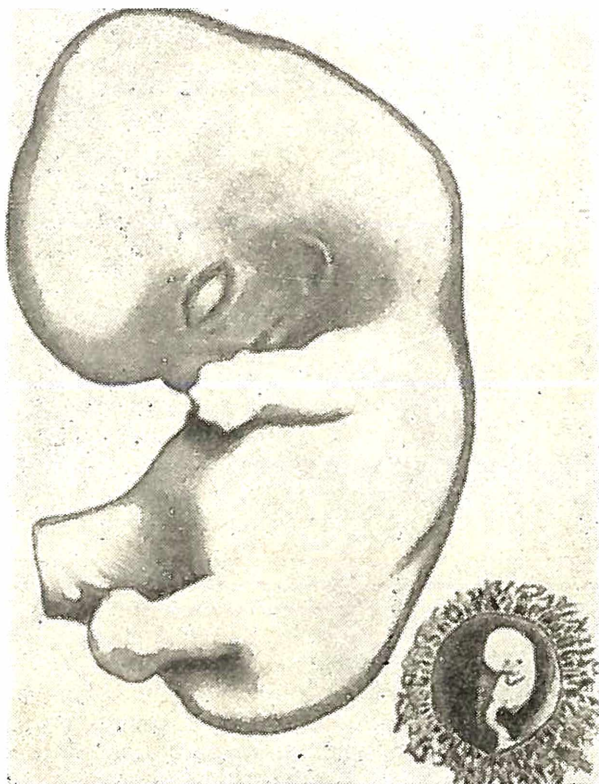
Ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį galvos augimas sulėtėja. Veidas tebėra mažas, nosis plati, trumpa, riesta. Pradeda vystytis individualiniai žmogaus veido bruožai, skiriantieji jį nuo kitų žmonių. Prasideda skeleto raumenų judesiai.

Penktąjį mėnesį galva sudaro tik trečdalį viso kūno. Motina pajunta embriono judesius gimdoje.

Antrojoje embrioninio vystymosi pusėje žmogaus embrionas kas mėnuo paauga apie 5 cm ir priauga apie 0,5 kg svorio.

Šeštąjį mėnesį embriono kūno paviršiuje išauga embrioniniai plaukai — g y v a p l a u k i a i (*lanugo*).

Penktąjį ir šeštąjį nėštumo mėnesį pradeda vystytis paodiniai riebalai, tačiau oda dar septintąjį ir aštuntąjį mėnesį lieka raukšlėta. Tik paskutiniais mėnesiais, gerai išsivysčius paodiniams riebalams, embrionas pasidaro apskritų kūno formų ir jo oda — lygi, rausva.



29 pav. Septynių savaičių žmogaus embrionas (B. Petenas). Dešinėje apačioje tas pats embrionas natūralaus dydžio.

Embrioninio vystymosi pabaigoje žmogaus embriono galva užima ketvirtą dalį viso kūno ilgio, kai tuo tarpu suaugusio žmogaus galva — tik aštuntadalį. Tik gimus šis galvos ir kūno dydžio santykis pamažu pasiekia atitinkamą suaugusio žmogaus santykį.

Paskutiniais embrioninio vystymosi mėnesiais kojos pradeda ilgėti, tačiau tik po gimimo jos pasidaro ilgesnės už rankas.

Žmogaus embrionas auga žymiai greičiau, negu žmogus po gimimo. Embriono medžiagų apykaita daug greitesnė, negu augančio žmogaus. Embriono kūno temperatūra 1°C aukštesnė, negu gimdos, kurioje jis vystosi, sienelės temperatūra.

Iš embriono organų pirmoji savo funkciją pradeda širdis. Jau antrosios embrioninio vystymosi savaitės pabaigoje širdies užuomazgoje pastebėta taisyklinga pulsacija apie 90 kartų per minutę. Nuo dvyliktosios savaitės širdies pulsacija 120—160 kartų per minutę. Tuo pačiu laiku labai anksti pradeda vystytis ir anksti išsiskiria iš kitų organų savo dydžiu smegenys, kepenys ir jutimo organai.

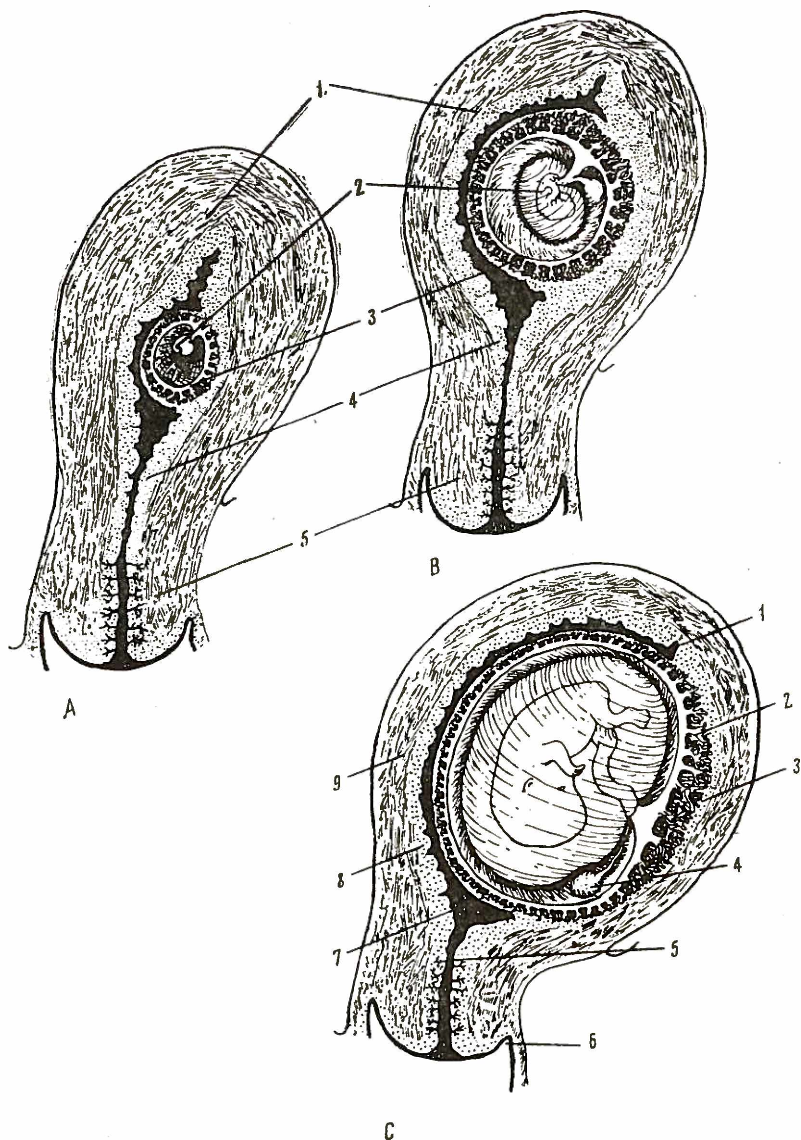
ŽMOGAUS EMBRIONO RYŠYS SU MOTINOS KŪNU

Žmogaus embrionas vystosi įsirausęs į motinos gimdos sienelės gleivinę taip, kad gimdos gleivinė jį supa iš visų pusių: ir iš gimdos sienelės raumenų pusės, ir iš gimdos ertmės pusės.

Nėštumo metu moters gimdos gleivinė vadinama atkrintančiąja plėve (*decidua*), nes paviršinė, funkcinė, jos dalis po gimdymo nuo gimdos sienelės atsiskiria, atkrinta.

Didėdamas žmogaus gemalas antrąjį nėštumo mėnesį iškyla į gimdos ertmę lyg pumpuras, iš visų pusių padengtas atkrintančiąja plėve (30 pav.). Tada šios plėvės dalis, kuri yra tarp gemalo ir ties juo esančių gimdos sienelės raumenų, vadinama pamatine (*decidua basalis*), o iš gimdos ertmės pusės lyg kapsulė gemalą dengianti atkrintančiosios plėvės dalis vadinama kapsuline (*decidua capsularis*); likusi už gemalo ribų atkrintančioji plėvė vadinama pasienine (*decidua parietalis*).

Žmogaus embriono gaurelinio dangalo gaureliai, kurie sudaro pamatinio jo sluoksnio iškyšulius, iki antrojo embrioninio vystymosi mėnesio būna visame gaurelinio dangalo paviršiuje. Mažas gemalas neiškelia ties juo esančios atkrintančiosios plėvės gimdos ertmės link ir gali gauti maisto iš visų atkrintančiosios plėvės pusių vienodai. Nuo antrojo embrioninio vystymosi mėnesio, kai didėdamas gemalas vis labiau iškelia ties savimi esančią decidua capsularis į gimdos ertmę, per šią, kapsulinę, atkrintančiosios plėvės dalį gemalo aprūpinimas maistu blogėja. Tuo tarpu su bazine atkrintančiosios plėvės dalimi augančio žmogaus gemalo ryšiai plečiasi ir gemalo aprūpinimas maistu pro ją gerėja. Todėl tarp antrojo ir ketvirtojo nėštumo mėnesio į kapsulinę atkrintančiosios plėvės dalį atkreiptos gaurelinio dangalo pusės gaureliai išnyksta. Ši dangalo pusė lieka plona, lygi ir sudaro plikąjį gaurelinį dangalą (*chorion leve*). Pastarojo paviršiuje lieka citotrofoblastas, o sinciciotrofoblastas vis labiau nyksta. Į pamatinę atkrintančiosios plėvės dalį atkreiptos gaurelinio dangalo pusės gaureliai šiuo laikotarpiu dar labiau išauga, išsišakoja. Į decidua basalis atkreipta gaurelinio dangalo pusė sudaro šiuo metu vešlųjį gaurelinį dangalą (*chorion frondosum*), iš kurio vystosi placenta. Minėtojo dangalo paviršiuje citotrofoblastas nyksta (tik kai kuriose vietose jis ilgiau išlieka), bet gerai vystosi ir



30 pav. Žmogaus gemalo ryšys su motinos gimdos sienele pirmosiomis nėštumo savaitėmis (schema) (B. Petenas)

A — trijų, *B* — penkių savaičių žmogaus gemalas: *1* — gimdos dugno sienelė; *2* — embrionas; *3* — gaurelinis dangalas; *4* — gimdos gleivinė; 5 — gimdos kaklelis; *C* — aštuonių savaičių žmogaus gemalas: *1* — amnionas; *2* — vešlusis gaurelinis dangalas; *3* — decidua basalis; *4* — trynio maišas; *5* — gimdos kaklelio kanalas; *6* — makšties priekinis skliautas; *7* — decidua capsularis; *8* — decidua parietalis; *9* — gimdos raumenys

lieka iki nėštumo pabaigos sinciciotrofoblastas. Nuo penktojo nėštumo mėnesio iki pabaigos vešliojo gaurelinio dangalo gaurelių paviršių dengia vien sinciciotrofoblastas, kuris į nėštumo pabaigą vietomis taip pat pradeda degeneruoti.

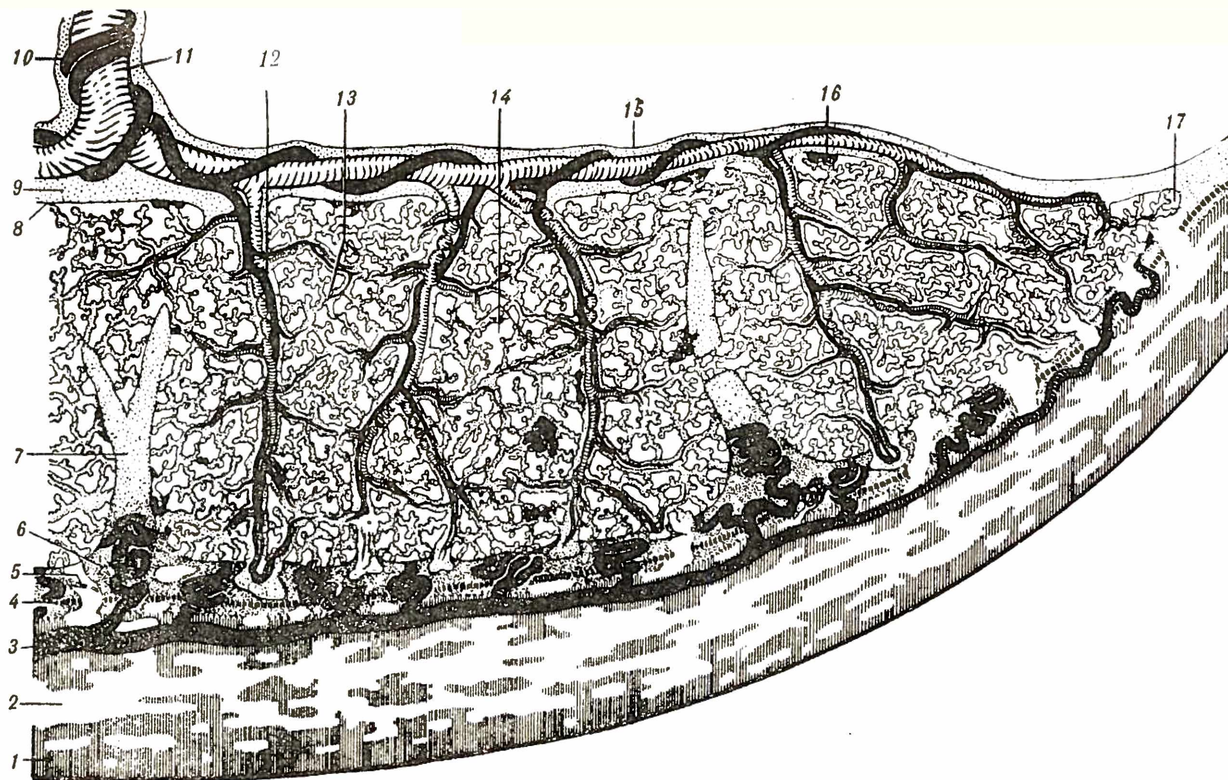
Pavienės gaurelinio dangalo gaurelių viršūnės susijungia su decidua basalis. Tuo būdu, besivystant iš vešliojo gaurelinio dangalo placentai, pastarasis, sudarantis embrioninę placentos dalį, susijungia su decidua basalis, sudarančia motininę placentos dalį. Per pirmuosius du nėštumo mėnesius šis ryšys silpnas, nes tik palyginti mažas gaurelinio dangalo gaurelių skaičius šiuo metu susijungęs su decidua basalis. Todėl gemalo atsiskyrimo nuo gimdos sienelės pavojus yra žymiai didesnis pirmaisiais dviem nėštumo mėnesiais, negu vėliau. Po antrojo nėštumo mėnesio vis daugiau gaurelinio dangalo gaurelių tvirčiau jungiasi su pamatine atkrintančiosios plėvės dalimi, todėl gemalo ryšys su gimdos sienele tvirtėja.

Placenta susiformuoja trečiojo nėštumo mėnesio pabaigoje iš vešliojo gaurelinio dangalo ir pamatinės atkrintančiosios plėvės dalies. Tarp minėtojo dangalo gaurelių, kurių dalies viršūnės susijungusios su pamatine atkrintančiosios plėvės dalimi, cirkuliuoja motinos kraujas iš šios gleivinės dalies kraujagyslių.

Einant nuo embriono link gimdos sienelės, pirmiausia išsivysčiusios placentos paviršių dengia amniono vienasluoksnis kubinis epitelis, po kuriuo yra amniono sienelės jungiamojo audinio sluoksnis, puriai susirišęs su gaurelinio dangalo pamatiniu sluoksniu, taip pat sudarytu iš jungiamojo audinio. Iš minėtojo gaurelinio dangalo sluoksnio link atkrintančiosios plėvės eina ir labai sudėtingai šakojasi gaurelių sistema. Labai šakodamiesi gaurelinio dangalo gaureliai taip padidina jo paviršių, kad išsivysčiusioje placentoje jis siekia iki 10 m^2.

Gaurelinio dangalo gaurelius sudarantis jungiamasis audinys, be fibroblastų ir fibrocitų, dar turi į histiocitus panašių ląstelių, galinčių fagocituoti. Išsivysčiusioje placentoje gaurelinio dangalo gaurelius sudarančio jungiamojo audinio paviršių dengia sinciciotrofoblasto sluoksnis.

Dvi embriono aortos kaudalinio galo šakos, vadinamosios bambinės arterijos, iš embriono bambos virkštelė ateina į placentos pamatinį gaurelinio dangalo sluoksnį, kuriame šakojasi į pagrindines šakas (31 pav.). Iš jų išeinančios jau smulkesnės abiejų bambinių arterijų šakelės eina į gaurelinio dangalo gaurelius ir ten suskyla į kapiliarus. Šiomis arterijomis iš embriono į placentos gaurelių kapiliarus atiteka veninis embriono kraujas. Gaurelinio dangalo gaureliuose embriono bambinių arterijų kapiliarai prisiglaudę prie pat sinciciotrofoblasto, kuris tose vietose labai suplonėjęs. Minėtojo dangalo gaurelių tarpais placentoje, placentos ančiais, teka motinos kraujas. Pastarąjį nuo gaurelinio dangalo gaurelių kapiliarais tekančio embriono kraujo placentoje skiria embriono kapiliarų endotelis ir gaurelinio dangalo sinciciotrofo-



31 pav. Išsivysčiusios placentos (moters) struktūros schema (M. Klara)

1 — gimdos raumenų sluoksnis; *2* — gimdos venos; *3* — gimdos arterijos; *4* — linija, per kurią gimdymo pabaigoje placenta atsiskiria nuo gimdos sienelės; *5* — gimdos gleivinės vena su vožtuvais; *6* — gimdos gleivinės paviršinis sluoksnis, sudarantis placentos išorinį sluoksnį; *7* — placentos pertvara; *8* — gaurelinio dangalo epitelis, dengiantis jo paties ir visų jo ataugų paviršių; *9* — gaurelinio dangalo mezoderma; *10* — bambinės arterijos; *11* — bambinė vena; *12* — gaurelinio dangalo ataugų kamienas; *13* — gaurelinio dangalo gaureliai; *14* — tarp gaurelinio dangalo gaurelių esančios ertmės, placentos sinusai užpildyti motinos krauju; *15* — amniono epitelis; *16* — fibrino nuosėdos; *17* — placentos pakraščio sinusas

blasto epitelis. Pro gaurelinio dangalo gaureliuose esančių embriono kapiliarų endotelį ir šio dangalo gaurelių paviršių dengiančio sinciciotrofoblasto epitelį iš embriono kraujo į placentos sinusais tekantį motinos kraują pereina embriono medžiagų apykaitos produktai, o iš motinos į embriono kraują — maisto medžiagos ir deguonis. Tuo būdu gaurelinio dangalo gaurelių kapiliaruose veninis embriono kraujas tampa arteriniu. Minėtojo dangalo gaurelių kapiliarai jungiasi į smulkias venas, kuriomis teka jau arterinis embriono kraujas. Placentoje, pamatiniame gaurelinio dangalo sluoksnyje, šios venos susijungia į stambesnes venines šakas, kurios toliau sudaro vieną bambinę veną. Šia vena arterinis embriono kraujas teka iš placentos į embrioną.

Gaurelinio dangalo gaurelių stambesniųjų kamienų venos savo sienelėje turi raumeninius sfinkterius, įvairiai nutolusius vienas nuo kito. Tarp šių sfinkterių yra maišo formos venų išsiplėtimai. Sfinkteriai susitraukdami gali sudaryti gaureliuose kraujo susitvenkimą, o tai gali palengvinti medžiagų apykaitą tarp motinos ir embriono kraujo.

Gaurelinio dangalo gaurelių paviršių dengiančio sinciciotrofoblasto šepečio formos kutikula, matomai, turi reikšmės medžiagų rezorbcijos procesui.

Sinciciotrofoblasto paviršiuje vietomis pastebimi iškyšuliai — lyg pumpurai su keletu branduolių. Atsiskirdami nuo sinciciotrofoblasto kaip gigantiškos ląstelės su daug branduolių, jie gali patekti į motinos kraujotaką; jie dažnai užkliūva plaučių kapiliaruose. Šių ląstelių daugiausia būna ketvirtą nėštumo mėnesį, o vėliau jų kiekis mažėja.

Tarp gaurelinio dangalo gaurelių esančios ertmės, užpildytos motinos krauju, vadinamos p l a c e n t o s a n č i a i s.

Pamatinė atkrintančiosios plėvės dalis sudaro išorinį placentos sluoksnį. Šio sluoksnio iškyšuliai link placentos vidaus, susirišę su gaurelinio dangalo kai kurių gaurelių viršūnėmis, sudaro p l a c e n t o s p e r t v a r a s *(septa placentae)*, tarp kurių lieka placentos ertmės (ančiai), užpildytos motinos krauju. Į šias ertmes pasinėrusios gaurelinio dangalo gaurelių šakos.

Motinos kraujas pro atkrintančiosios plėvės spiralines arterijas patenka į placentos ančius, kur pasiekia gaurelinio dangalo gaurelių paviršių. Pro gaurelių paviršiaus sinciciotrofoblasto epitelį ir gaureliuose esančių embriono kapiliarų endotelį vyksta medžiagų apykaita tarp motinos ir embriono. Kaip jau aukščiau nurodyta, iš motinos kraujo į embriono kraują pro čia patenka maisto medžiagos ir deguonis, o iš embriono kraujo į motinos kraują — embriono medžiagų apykaitos produktai. Vadinasi, embriono kraujas čia tampa iš veninio arteriniu, o motinos atvirkščiai — iš arterinio veniniu.

Tapęs veniniu motinos kraujas placentos ančiais (daugiausia placentos pakraščio ančiu) patenka į iš šių placentos ančių ištekančias atkrintačiosios plėvės venas.

Kraujospūdžio skirtumai gimdos arterijose ir venose, gimdos sienelės raumenų tonuso kitimai, iš placentos išeinančių gimdos gleivinės venų sienelėse esančių raumeninių sfinkterių veikimas reguliuoja placentoje kraujo tekėjimą.

Placentos gaurelinio dangalo gaurelių paviršiaus sinciciniame epitelyje ir pamatinėje atkrintančiosios plėvės dalyje antrojoje nėštumo pusėje, o ypač prieš gimdymą, pradeda vis labiau pasireikšti hialininė distrofija, kurios išdavoje atsiranda homogeninė, į fibriną panaši, vietomis sukalkėjanti medžiaga — fibrinoidas. Fibrinoidas atsiranda gaurelinio dangalo ir jo ataugų paviršiuje, atkreiptame į atkrintančiąją plėvę ir pamatinėje atkrintančiosios plėvės dalyje. Pastarojoje fibrinoido susidaro du sluoksniai: vienas paviršiuje, atkreiptame į gaurelinį dangalą, antras — giliajame, kempininiame, sluoksnyje. Šiame antrajame fibrinoido sluoksnyje įvyksta pamatinės atkrintančiosios plėvės dalies paviršinio sluoksnio atsidalijimas nuo likusios plėvės dalies, atsiskiriant po gimdymo nuo gimdos sienelės placentai.

Jau nuo antrojo nėštumo mėnesio krešėjimą sulaikantis sinciciotrofoblasto veikimas pradeda silpnėti. Todėl nežymiais kiekiais jau po antrojo nėštumo mėnesio, o žymesniais — antrojoje nėštumo pusėje ant gaurelinio dangalo pamatinio sluoksnio, tarp iš šio sluoksnio išeinančių gaurelių, pradeda atsirasti fibrino.

Nėštumo pabaigoje pavieniai gaurelinio dangalo gaureliai ar net jų grupės gali degeneruoti, užankant embrioninėms jų kraujagyslėms. Tuo būdu susidaro baltieji placentos infarktai, dėl kurių atitinkamos gaurelių grupės išjungiamos iš kraujotakos. Manoma, kad vadinamieji raudonieji placentos infarktai susidaro, sukrešėjus motinos kraujui, kur nors tarp gaurelinio dangalo gaurelių.

Placentos gaurelinio dangalo paviršiaus sincicinis epitelis ne tik tarpininkauja medžiagų apykaitoje tarp motinos ir embriono, bet ir saugo embriono individualybę. Šis saugojimas turi reikšmės ypač vystantis vyriškajam embrionui, kurio lyties vystymąsi galėtų neigiamai veikti moteriškieji motinos hormonai. Motinos organizmui tokios apsaugos nereikia. Jos apsaugos funkciją atlieka daugiausia retikulioendotelinė sistema. Pastarąją, kitaip vadinamą Mečnikovo makrofagų sistema, sudaro: retikulinio jungiamojo audinio ląstelės; kepenų, kraujo gamybos organų ir kai kurių vidinės sekrecijos liaukų kraujagyslių kapiliarų endotelio ląstelės; kraujo monocitai ir jungiamojo audinio histiocitai. Matomai, šios sistemos įtakoje išsivysto nėštumo metu motinos organizme apsauginiai fermentai prieš placentos audinius. Tuo remiasi kai kurios nėštumo nustatymo reakcijos.

Embriono hormonai pro gaurelinį dangalą gali patekti į motinos kraujotaką. Todėl, pavyzdžiui, antrojoje nėštumo pusėje diabetikių motinų sveikatos būklė pagerėja, nes trūkstamą insuliną jos gauna iš besivystančio embriono, o pagimdžius — vėl pablogėja.

Vyriškojo embriono lytiniai hormonai pro gaurelinį dangalą patenka į motinos kraują ir išskiriami su motinos šlapimu. Tuo remiasi mėginimai nustatyti besivystančio embriono lytį.

Placenta paima iš motinos embrionui visa, kas jo vystymuisi reikalinga, net ir tada, kai motina šių medžiagų gauna nepakankamai. Tik susidarius pavojui motinos gyvybei, sustoja ir placentos funkcija.

Antikūniai, antitoksinai ir kai kurie hormonai, pavyzdžiui, skydliaukės hormonas, iš motinos kraujo pro gaurelinį dangalą patenka į embrioną. Todėl šis gali turėti gautą iš motinos imunitetą. Pavyzdžiui, naujagimis bent pirmąsias 10 dienų turi imunitetą prieš tymus. Motinai susirgus raudonuke, jos virusai pro gaurelinį dangalą gali patekti į embrioną ir, ypač per pirmuosius keturius nėštumo mėnesius, duoti smegenų pakenkimus, kurtumą, pusiausvyros sutrikimus, lęšio padrumstėjimą (Embryopathia rubeolica).

Placentoje randama vitaminų A, C, D ir provitamino karotino.

Placenta gamina ir išskiria estrogeninį gaurelinio dangalo hormoną, kuris savo veikimu atitinka kiaušidės folikulinį hormoną. Jis skatina motinos lytinių organų, ypač gimdos ir pieno liaukų, augimą. Estrogeninio hormono kiekis motinos serume nėštumo metu nuolat kaupiasi ir jo pabaigoje yra daug kartų didesnis už didžiausią mėnesinių ciklo metu susidariusį kiekį. Nėštumo pabaigoje šis hormonas paruošia gimdos raumenis, kurie turės reaguoti į gimdymo susitraukimus sukeliančių užpakalinės hipofizio dalies medžiagų veikimą. Vadinasi, šis hormonas sensibilizuoja gimdos raumenis gimdymo susitraukimams. Pernešiotų naujagimių placenta turi šio hormono perpus mažiau, negu normaliai išnešiotų naujagimių.

Placentoje išskiriamas dar vienas hormonas, vadinamas chorionprogesteronu, papildantis geltonojo kūno hormono veikimą. Chorionprogesteronas palaiko nėštumo metu atkrintančiosios plėvės vystymąsi, sulaiko gimdos raumenis nuo susitraukimų, o kiaušidėje folikulų brendimą ir ovuliaciją (pirmaisiais nėštumo mėnesiais ne visada), skatina pieno liaukų alveolių vystymąsi. Chorionprogesterono kiekis motinos kraujyje nėštumo metu didėja, o gimdymo metu — staiga smarkiai mažėja.

Placenta išskiria gonadotropinį gaurelinio dangalo hormoną, vadinamą choriongonadotropinu, kuris nėra tapatus hipofizio priekinės dalies liuteinizuojančiam hormonui, bet veikia panašiai. Choriongonadotropinas palaiko nėštumo metu geltonąjį kūną. Tuoj po gemalo implantacijos gimdoje šio hormono pradeda išsiskirti palyginti daug. Patekęs į motinos organizmą, jis išskiriamas su šlapimu. Todėl šiuo hormonu remiamasi nustatant nėštumą jau pirmąjį nėštumo mėnesį. Nėštumo diagnozė patvirtinama maždaug 98% tikslumu. Daugiausia šio hormono motinos šlapime randama antrąjį nėštumo mėnesį. Vėliau jo kiekis greitai mažėja. Nuo dvidešimtosios nėštumo savaitės iki nėštumo pabaigos šio hormono kiekis motinos šlapime pastoviai lieka mažas.

Padidėjęs choriongonadotropino kiekis būna tada, kai vystosi pūslinė išvisa (*mola hydatidosa*), kur gaurelinio dangalo gaureliai virsta skysčiu užpildytomis pūslėmis, arba kai vystosi chorionepitelioma, kur iš gaurelinio dangalo sinciciumo išauga piktybinis auglys, ardantis gimdą, o vėliau išplintantis ir kitur organizme.

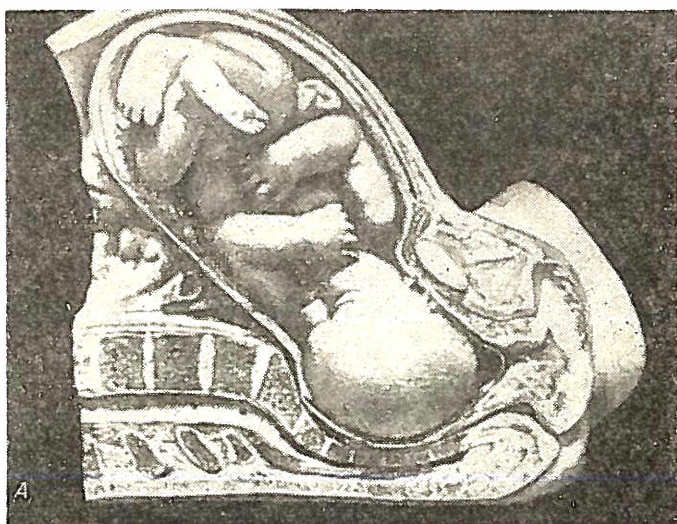
Placentos išskiriami hormonai veikia motinos organizmą, sukeldami jame nėštumo meto pakitimus. Bet šie hormonai veikia ir embriono organizmą. Gal būt, dėl to abiejų lyčių naujagimių būna labai išsivysčiusi antinksčių žievė, pieno liaukos, kurios pirmosiomis dienomis po gimimo kartais net sekretą išskiria. Naujagimio gimda, prostata yra palyginti per didelės. Tuo tarpu sėklidžių vystymasis per paskutiniuosius du nėštumo mėnesius atsilieka.

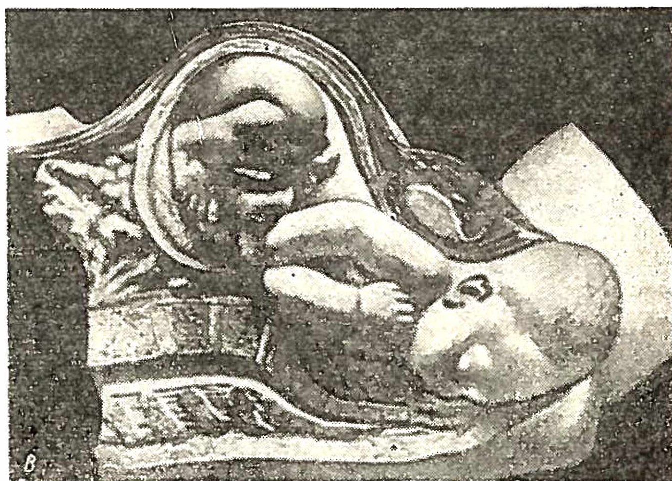
Nėštumo metu didėjant gemalui kapsulinė atkrintančiosios plėvės dalis pasiekia decidua parietalis; tuo būdu nyksta gimdos ertmė. Trečiojo nėštumo mėnesio pabaigoje minėtųjų atkrintančiosios plėvės dalių epitelis išnyksta; dėl to šios abi dalys tarpusavyje suauga. Kapsulinė atkrintančiosios plėvės dalis vėliau atrofuoja ir iki šeštojo nėštumo mėnesio beveik visai išnyksta. Nuo tada plikasis gaurelinis dangalas, prie kurio iš gemalo pusės yra prisijungusi amniono sienelė, susiriša su decidua parietalis. Pastaroji iki ketvirtojo nėštumo mėnesio išlieka stora (iki 10 mm), o vėliau, spaudžiama didėjančio gemalo, išsitempia, plonėja. Trečiojo nėštumo mėnesio pabaigoje išnyksta ne vien decidua parietalis paviršiaus epitelis, bet ir didesnė dalis šios vietos gimdos liaukų epitelio. Lieka tik liaukų pamatinių galų epitelis. Išsiplėtę gimdos liaukų pamatiniai galai, lygiagrečiai su gimdos paviršiumi, nuo tada sudaro lyg plyšius. Nuo septintojo nėštumo mėnesio suplonėjusi decidua parietalis, kartu su prie jos prisiglaudusiais plikuoju gaureliniu dangalu ir amniono sienele, sudaro maždaug 2 mm storio embrioninių dangalų plėvę. Gimdymo metu šie dangalai pasišalina iš gimdos kartu su placenta.

Prasidedant gimdymui, periodiškai susitraukdami gimdos raumenys spaudžia gemalą. Dėl to embrioniniai dangalai, spaudžiami amniono vandenų, veržiasi vis didėjančio konusinės formos iškyšulio pavidalu į gimdos kaklelio angą ir tuo būdu ją plečia. Išsiplėtus gimdos kaklelio angai, embrioniniai dangalai ties ja plyšta. Pro plyšusius embrioninius dangalus išteka amniono vandenys. Vėlesni gimdos raumenų susitraukimai pro jau išplėstą gimdos kaklelio angą išstumia ir embrioną (32 pav.).

Išėjus embrionui, labai sumažėja gimdos turinys, kurį dabar sudaro gimdoje likę embrioniniai dangalai ir placenta. Gimdos raumenys prisitaiko prie šio sumažėjusio gimdos turinio, o tada vėl prasidėję gimdos raumenų susitraukimai labai sumažina ties placenta esantį gimdos sienelės paviršiaus plotą. Ties šiuo sumažėjančiu gimdos sienelės plotu esanti placenta nesusitraukia, tad nesumažėja ir jos plotas. Taigi, kintant dviejų tarpusavyje surištų paviršių — gimdos sienelės ir placentos — plotų santykiui, šie

paviršiai verčiami atsiskirti vienas nuo kito. Dėl to placenta pradeda atsidalyti nuo gimdos sienelės ties pamatiniu kempininiu atkrintančiosios plėvės sluoksniu. Šis sluoksnis jau nėštumo pradžioje





32 pav. Žmogaus embriono gimimo eigos modeliai (B. Petenas)
A — embriono galva išeina pro gimdos kaklelį į viršutinę makšties dalį. Embriono dangalai dar neplyšę (kaip išimtis); *B* — embriono galva jau išeina į tarpvietę

yra puresnis, negu likusieji, o nėštumo pabaigoje jame vyksta hialininė distrofija, fibrinoido susidarymas. Tuo būdu čia atsiranda a t k r i n t a n č i o s i o s p l ė v ė s a t s i s k y r i m o z o n a.

Atsiskiriant placentai nuo gimdos sienelės, minėtajame kempininiame sluoksnyje (zona spongiosa) nutrūksta iš gimdos sienelės į placentą einančios kraujagyslės. Iš jų tekantis kraujas sudaro tarp atsiskiriančios placentos ir gimdos sienelės retroplacentinę hematomą. Kartais pirmiausia atsiskiria centrinė placentos dalis, prie kurios prisitvirtinusi virkštelė. Tada ji pirma ir eina iš gimdos. Kai kuriais atvejais pirmiausia atsiskiria apatinė placentos dalis ir savo apatiniu kraštu eina iš gimdos. Retkarčiais, nors iš pradžių atsiskiria ir į gimdos kaklelį įeina apatinis placentos kraštas, vėliau atsiskirianti placenta sulinksta taip, kad iš gimdos angos pirmiausia pasirodo išeinančios placentos centras. Pasišalinanti iš gimdos placenta traukia su savimi embrioninius dangalus, kurie dėl to taip pat atsiskiria nuo gimdos sienelės (atkrintančiosios plėvės kempininiame sluoksnyje) ir pasišalina paskui placentą.

Išėjusi placenta dažniausiai yra apskrita, kartais kiek ovalinė, 16—20 cm diametro, 2,5—3 cm storio, maždaug 500 g svorio.

Kai kada placenta būna pasidalijusi į dvi, tris ar daugiau dalių (placenta bipartita, tripartita, multilobulata). Kartais, kur nors pasilikus plikojo gaurelinio dangalo gaureliams, išsivysto priedinė maža placenta (placenta succenturiata), kuri kraujagyslėmis gali susirišti su pagrindine placenta.

Išorinis (gimdos sienelės pusės) išėjusios placentos paviršius būna padengtas kraujo krešulių. Jame matomos gilios tarpusavyje tinklą sudarančios vagos, ties kuriomis yra placentos pertvaros. Šios vagos dalija placentą į 15, 20 ar daugiau skilčių (kotyledones).

Vidinis (gimdos ertmės pusės) išėjusios placentos paviršius, padengtas amniono sienele, lygus, blizga. Pro amniono sienelę šiame placentos paviršiuje gerai matomas bambinių kraujagyslių išsišakojimas.

Išėjusius po gimdymo embrioninius dangalus sudaro atsiskyrusi nuo gimdos sienelės decidua iki kempininio sluoksnio (zona spongiosa), suaugusi su plikuoju gaureliniu dangalu ir prie jo iš vidinės pusės prisijungusia amniono sienele. Visi šie embrioniniai dangalai kartu sudaro drumstą, daugiau ar mažiau permatomą plėvę, kuri, gimdymui prasidėjus, plyšta vandenų išėjimo vietoje. Kartais embrioniniai dangalai gali išeiti kartu su embrionu neplyšę ir, norint sudaryti galimybę gimusiam embrionui pradėti kvėpuoti, juos tenka praplėšti.

Amniono sienelė yra plona, permatoma blizganti plėvė. Išorinis jos sluoksnis, atkreiptas į gaurelinį dangalą ir su juo susirišęs, yra smulkiaskaidulės struktūros. Vidinis amniono sienelės sluoksnis, atkreiptas į amniono vandenis ir embrioną, yra lygus ir padengtas vienasluoksniu kubiniu amniono epiteliu. Pastarojo ląstelėse yra daug glikogeno ir nemažų riebalų lašelių.

Gimdymo metu plikasis gaurelinis dangalas yra plona, lengvai praplėšiama jungiamojo audinio plėvelė. Vidinis, į amniono sienelę atkreiptas jos paviršius lygus, sudarytas iš smulkių skaidulų,

o išorinis, į gimdos gleivinę atkreiptas paviršius šiurkštesnis. Ant šio paviršiaus galima rasti sunykusių nėštumo pradžioje buvusių gaurelių liekanų, trofoblasto ląstelių, atkrintančiosios plėvės ląstelių.

Gimdymo metu virkštelė yra palša, blizganti, piršto storio, vidutiniškai 50 cm (nuo 10 iki 150 cm) ilgio. Vystantis embrionui amniono ertmės vandenyse, jo virkštelė sudaro kilpas, gali apsisukti aplink embrioną, arba tik aplink jo kaklą. Kartais, pralindus embrionui pro susidariusią virkštelės kilpą, gali užsimegzti mazgas (tai retai būna). Gimdymo metu tokia aplink embriono kaklą apsisukusi virkštelė ar jos mazgai sudaro embriono gyvybei pavojų: išsitempiant virkštelei, embrionas gali būti smaugiamas, ir apsisukusios virkštelės ar mazgų vietoje užsispaudžiant virkštelės kraujagyslėms, gali būti sukliudytas embriono aprūpinimas deguonimi.

Virkštelės paviršiuje dažnai matomi „netikrieji" mazgai, kurie iš tiesų yra ne mazgai, o virkštelės kraujagyslių kilpos arba vietiniai išsiplėtimai.

Virkštelės paviršius padengtas amniono epiteliu, kuris čia yra iš 2—3 plokščių ląstelių eilių. Po epiteliu yra savotiškas drebučių formos jungiamasis audinys, sudarytas iš tinklu pasiskirsčiusių su ataugomis jungiamojo audinio ląstelių, tarp kurių yra daug pusiau skystos neląstelinės medžiagos ir nedaug smulkių kolageninių skaidulų. Jungiamuoju virkštelės audiniu eina dvi storasienės bambinės arterijos ir už jas platesnė, taip pat storasienė bambinė vena. Nervai iš embriono pro jo bambą įeina į virkštelę 8—12 cm; toliau jų nerasta.

Kartais po gimdymo virkštelėje arti embriono bambos dar randama alantojo epitelinių liekanų.

Bambinės arterijos, be žiedinio raumenų sluoksnio, turi storus išilginius raumenų iškilimus, dėl kurių po gimdymo jos gali visiškai užsidaryti.

Prie placentos virkštelė prisitvirtinusi arba centre (insertio centralis), arba krašte (insertio marginalis). Kartais virkštelė prisitvirtina ne prie placentos, bet prie embrioninių dangalų toliau nuo placentos, o paskui embrioniniais dangalais ji eina į placentą (insertio velamentosa). Jei toks virkštelės prisitvirtinimas prie embrioninių dangalų yra ties gimdos kakleliu, tai, gimdymo metu plyštant gimdos kaklelio srityje embrioniniams dangalams, šis plyšimas gali pasiekti virkštelės kraujagysles ir sudaryti embriono nukraujavimo pavojų.

Trynio maišo liekanos, kurios būna virkštelėje jos vystymosi pradžioje anksti išnyksta ir gimdymo metu jų jau nerandama. Tik trynio maišo kraujagyslių liekanos kartais dar gali būti pastebimos virkštelėje ir gimdymo metu. Išimtiniais atvejais minėtosios kraujagyslės gali pasilikti ir perimti bambinių kraujagyslių funkciją.

Alantojis virkštelėje jau antrąjį nėštumo mėnesį lieka be spindžio. Vėliau jis suyra į atskirus gabalus, kurie dar pastebimi iki

ketvirtojo nėštumo mėnesio. Atskirais atvejais epitelinės alantojo liekanos įvairių epitelinių salelių pavidalu randamos virkštelėje ir po gimdymo.

Virkštelės vystymosi pradžioje į ją įeina celomo plyšys tarp amnioną supančios somatopleuros ir trynio maišą supančios splanchnopleuros. Antrąjį nėštumo mėnesį į šį celomo plyšį įeina besivystančių žarnų kilpos. Trečiąjį nėštumo mėnesį minėtasis plyšys išnyksta, suaugus virkštelėje somatopleurai su splanchnopleura. Šis suaugimas toje vietoje, kur nuo embriono bambos prasideda virkštelė. sudaro aplink ją žiedą. Be to, šio suaugimo audiniai dalyvauja embriono linea alba ir musculus rectus abdominis makšties aplink virkštelę išsivystyme.

Kartais, jei į virkštelę įeinantis celomo plyšys neužsidaro arba nesusidaro, arba neužauga virkštelės žiedas, lieka įgimta virkštelės išvarža (*hernia umbilicalis*).

ŽMOGAUS EMBRIONO AMŽIAUS NUSTATYMAS

Tikslų embriono amžių tiesiogiai retai tegalima sužinoti. Dažniausiai jis pradedamas skaičiuoti nuo paskutiniųjų motinos mėnesinių, kurios būna apie dvi savaites prieš paskutiniąją ovuliaciją, taigi ir prieš apvaisinimą.

Apytikriai embriono amžių galima nustatyti pagal jo dydį ir išsivystymo laipsnį. Embriono ilgis centimetrais kiekvieno pirmųjų penkių embrioninio vystymosi mėnesių pabaigoje apytikriai lygus mėnesių skaičiaus kvadratui. Antrosios nėštumo pusės, penkių embrioninio vystymosi mėnesių, žmogaus embriono ilgis centimetrais lygus mėnesių skaičiui, padaugintam iš penkių. Iš tiesų šitaip gauti embriono ilgio duomenys pirmaisiais trim žmogaus embrioninio vystymosi mėnesiais yra per dideli, o paskutiniais — per maži. Embriono ilgis matuojamas nuo viršugalvio iki padų.

Tikslesni žmogaus embriono amžiaus nustatymo duomenys gaunami matuojant embrioną nuo viršugalvio iki uodegos galo. Taip matuojant žmogaus embriono ilgis vidutiniškai būna:

1-ojo	nėštumo	mėnesio	pabaigoje	6,5	mm
2	„	„	„	4,0	cm
3	„	„	„	8,0	„
4	„	„	„	14,0	„
5	„	„	„	18,6	„
6	„	„	„	22,8	„
7	„	„	„	26,5	„
8	„	„	„	30,2	„
9	„	„	„	34,1	„
10	„	„	„	38,0	„

Subrendusiu ir galinčiu gimti laikomas toks žmogaus embrionas, kurio organai taip išsivystę, kad jis gimęs jau gali gyventi. Tokio embriono ilgis nuo viršugalvio iki padų būna vidutiniškai

49—51 cm, svoris — 3—3,5 kg. Bet gimsta ir žymiai mažesnio, ir žymiai didesnio (iki 5 kg) svorio naujagimiai. Normalaus subrendusio naujagimio pečių apimtis apie 35 cm, galvos — apie 34 cm; galvos plaukai būna maždaug 2 cm ilgio. Antakiai ir blakstienos jau išsivystę. Gyvaplaukiai (lanugo) pasilikę daugiausia tik pečių ir nugaros srityje. Suragėję nagai praaugę pirštų galus. Sėklidės nusileidusios į mašnelę. Didžiosios lytinės lūpos dengia mažąsias. Kaukolės kaulai kieti, siūlės tarp jų siauros. Ausų ir nosies kremzlės jau sutvirtėjusios. Distaliniame šlaunikaulio gale jau yra kaulėjimo židinys.

ŽMOGAUS EMBRIONO PADĖTIS GIMDOJE

Prieš gimdamas embrionas gimdoje yra labai susirietęs. Galva palenkta taip, kad smakras siekia krūtinę. Rankos sudėtos ant krūtinės arba yra tarp galvos ir krūtinės (33 pav.). Kojos sulenktos per klubo ir kelio sąnarius ir prispaustos prie pilvo. Vadinasi, tokioje būklėje, kurią embrionas įgyja jau pirmojoje nėštumo pusėje jis užima kuo mažiausia vietos ir neturi savo paviršiuje didelių nelygumų.

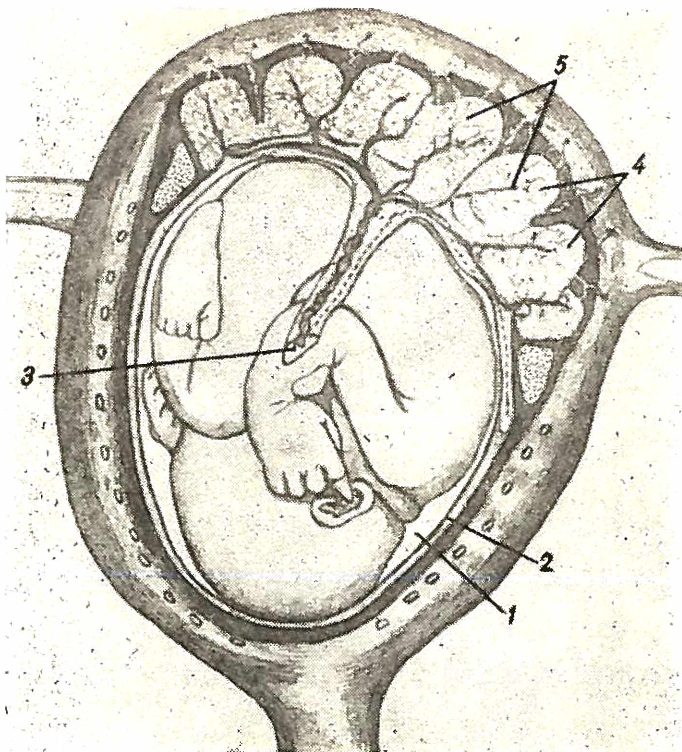
Atsižvelgiant į embriono išilginės ašies santykį su gimdos išilgine ašimi, skiriama išilginė, įstriža ir skersinė embriono padėtis gimdoje. Pirmojoje nėštumo pusėje embriono padėtis gimdoje yra nepastovi. Ji supastovėja tik antrojoje nėštumo pusėje. Nėštumo pabaigoje 99,5% atvejų embrionas guli gimdoje išilginėje padėtyje. Tokioje padėtyje esančio embriono galva dažniausiai būna nukreipta žemyn, į gimdos kaklelį, retai — aukštyn, į gimdos dugną. Embriono nugara dažniausiai būna atkreipta į kairę gimdos pusę, rečiau — į dešinę.

DAUGIAVAISIS NĖŠTUMAS

Žmogaus daugiavaisis nėštumas pasitaiko retokai — maždaug 1% gimdymų metu kartu gimsta du naujagimiai — dvyniai, apie 0,1% — trys naujagimiai — tryniai ir apie 0,001% — keturi. Yra buvę atsitikimų, kai kartu gimė penki ir net šeši naujagimiai.

Dvyniai būna kilę arba abu iš vieno kiaušinio (vieno kiaušinio dvyniai), arba kiekvienas iš atskiro (dviejų kiaušinių dvyniai). Dviejų kiaušinių dvyniai pasitaiko šešis kartus dažniau, negu vieno. Du iš trynių dažniausiai būna kilę iš vieno kiaušinio, o trečias iš kito.

Dviejų kiaušinių dvyniai vystosi kiekvienas iš atskiro kiaušinio, kurie apvaisinti dviejų spermatozoidų, ir vystosi kartu tik dėl to, kad vienu laiku pribrendo ir vienu laiku buvo apvaisinti. Šie kiaušiniai gali būti pribrendę skirtingose kiaušidėse arba vienoje, bet dviejuose tuo pat laiku subrendusiuose folikuluose. O kartais jie būna pribrendę viename folikule.



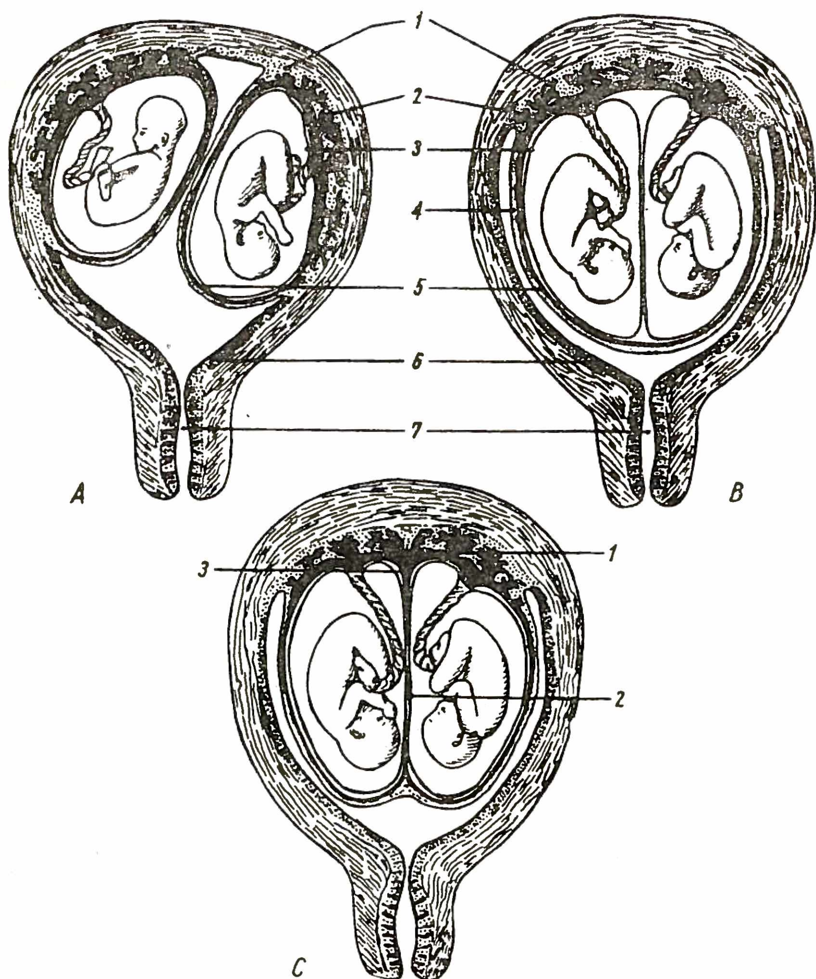
33 pav. Žmogaus embriono padėtis gimdoje nėštumo pabaigoje (S. Ščelkunovas)

1 — amniono ertmė; 2 — amniono sienelė ir jos išorėje plikasis gaurelinis dangalas; 3 — virkštelė; 4 — placentos ančiai (sinusai), užpildyti motinos krauju; 5 — gaurelinio dangalo gaureliai, išsišakoję placentos ančiuose ir apsupti motinos kraujo

Dviejų kiaušinių dvyniai turi tik šitiek tarpusavyje bendro, kad jie kartu pradeda vystytis ir kartu gimsta. Visais kitais atžvilgiais jie nesiskiria nuo tų pat tėvų skirtingu laiku gimusių dviejų vaikų: jie gali skirtis lytimi, kūno išvaizda, būdo savybėmis.

Šie du vienu laiku pribrendę kiaušiniai gali ir ne visiškai vienu laiku būti apvaisinti — vienas anksčiau, kitas — kiek vėliau (superfecundatio). Žinomi atsitikimai ne tik gyvulių, bet ir žmonių tarpe, kai vienas iš dviejų kiaušinių dvynių yra vieno tėvo, kitas — kito. Kadangi nėštumo metu geltonojo kūno ir gaurelinio dangalo hormonai ne visada sulaiko naujų folikulų brendimą ir ovuliaciją, o iki ketvirtojo nėštumo mėnesio, kol kapsulinė atkrintančiosios plėvės dalis suauga su pasienine dalimi (decidua parietalis), spermatozoidai per gimdos ertmę gali patekti į kiaušintakius; taigi kartais gali ir apvaisinimas įvykti jau vienam apvaisintam kiaušiniui pradėjus vystytis tos pat moters lytiniuose takuose.

Kiekvienas dviejų kiaušinių dvynių turi atskirą amnioną, gaurelinį dangalą, placentą. Jei dviejų kiaušinių dvyniai įsirausia į gimdos gleivinę toliau vienas nuo kito, tai aplink kiekvieną jų



34 pav. Dvynių dangalų gimdoje schema (B. Petenas)

A — iš dviejų kiaušinių kilę dvyniai, turintieji kiekvienas savo atskirus embrioninius dangalus; *B* — iš vieno kiaušinio kilę dvyniai, turintieji bendrą placentą, bendrą gaurelinį dangalą, bet atskirus amnionus: *1* — decidua basalis; *2* — gaurelinio dangalo gaureliai; *3* — amnionas; *4* — decidua capsularis; *5* — plikasis gaurelinis dangalas; *6* — decidua parietalis; *7* — gimdos kaklelio kanalas; *C* — iš dviejų kiaušinių kilę dvyniai, arti vienas kito įsirausę į gimdos gleivinę, dėl to jų gaureliniai dangalai ir placentos susijungę: *1* — abiejų placentų tarpusavio susijungimo vieta; *2* — decidua capsularis liekanos; *3* — susijungę gaureliniai dangalai tarp dviejų amnionų

atskirai vystosi kapsulinė ir pamatinė atkrintančiosios plėvės dalys. Tada jų placentos lieka visiškai atsiskyrusios viena nuo kitos (34 pav.). Jeigu jie įsirausia vienas arti kito, tada aplink juos

vystosi viena bendra kapsulinė ir viena bendra pamatinė atkrintančiosios plėvės dalys. Tokiu atveju jų abiejų placentos yra viena prie kitos taip prisiglaudusios, jog kartais net dalis jų kraujagyslių gali susijungti. Pasitaiko atsitikimų, kai tokių dvynių atskiri dangalai — amnionas ir gaurelinis dangalas — esą tarp šių dvynių, tarpusavyje sulimpa, atrofuojasi, ir susidaro abiejų dvynių vienas amnionas ir vienas gaurelinis dangalas.

Vieno kiaušinio dvyniai vystosi iš vieno kiaušinio, kurį apvaisino vienas spermatozoidas. Jie visada yra vienos lyties ir labai panašūs.

Yra nuomonių, kad dvyniai gali vystytis iš tokio vieno kiaušinio, kuris turi du branduolius ir gali būti apvaisinamas dviejų spermatozoidų. Tačiau didelis vieno kiaušinio dvynių panašumas ir vienoda lytis leidžia tvirtinti, kad jie kilę ne tik iš vieno kiaušinio, bet ir iš vieno spermatozoido.

Vieno kiaušinio dvyniai gali pradėti vystytis įvairiu laiku: nuo segmentacijos pradžios iki pirminio ruožo, pirminio mazgo ir galvos ataugos susidarymo.

Skilus apvaisintam kiaušiniui į pirmąsias dvi ląsteles — blastomeras, pastarosios gali atsiskirti viena nuo kitos ir tada iš kiekvienos jų gali vystytis embrionas su atskiru amnionu ir atskiru gaureliniu dangalu.

Iš vieno apvaisinto kiaušinio iki blastocistos stadijos gali vystytis vienas gemalas [1], o blastocistos stadijoje embrioblastas gali persiskirti į du. Iš jų toliau vystysis du embrionai su dviem amnionais, bet vienu bendru gaureliniu dangalu, nes, prieš jiems atsiskiriant, jau buvo susidaręs vienas jiems abiem bendras trofoblastas (35 pav.).

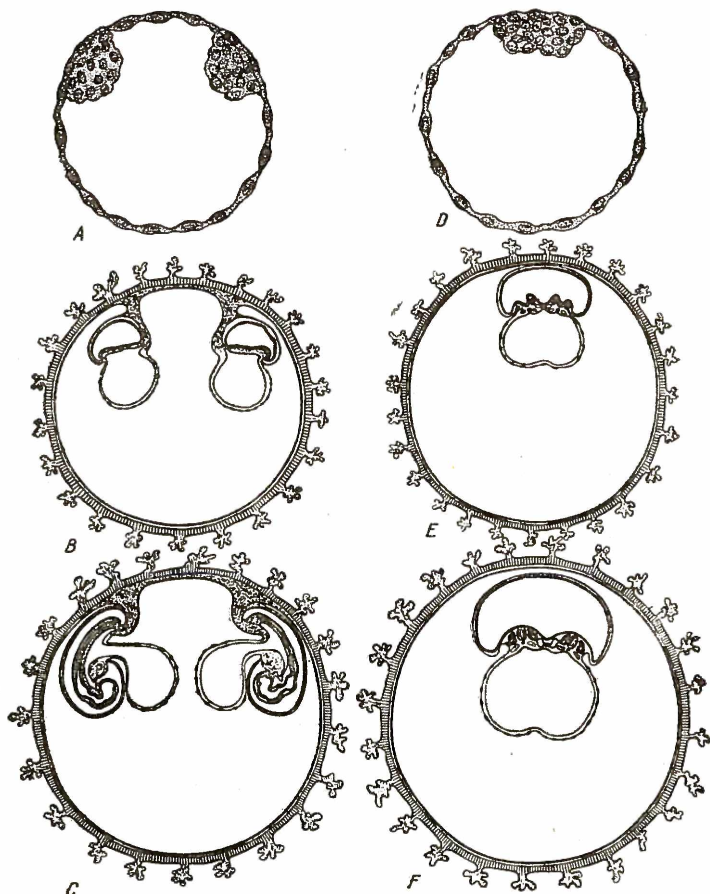
Iš vieno apvaisinto kiaušinio iki embrioninio skydo stadijos gali vystytis vienas gemalas su vienu trofoblastu, vienu amnionu ir vienu trynio maišu, bet, pradėjus vystytis pirminiam ruožui, embrioniniame skyde gali vystytis jų ne vienas, bet greta du. Tada vėliau jau susidaro ir du pirminiai mazgai, ir dvi galvos ataugos, ir tuo būdu dviejų embrionų ašinių organų užuomazgos. Toliau šitokie dvyniai vystosi su vienu bendru amnionu ir vienu gaureliniu dangalu.

Kai iš vieno embrioblasto arba vieno embrioninio skydo vystosi du ar daugiau embrionų, jie yra vienas prie kito. Kartais jie gali būti net vienas su kitu daugiau ar mažiau suaugę. Retkarčiais vienas iš dviejų tarpusavyje suaugusių embrionų gali vystytis normaliai (autozitas, savamitis), o antrojo vystymasis gali visiškai atsilikti (parazitas, svetimmitis).

Moteriškos lyties embrionų suaugimai, kaip ir teratomos, pasitaiko apie 3 kartus dažniau, negu vyriškos lyties. Kadangi embrionų

---

[1] Sterblinių žinduolių iš vieno apvaisinto kiaušinio paprastai vystosi keletas embrionų.



35 pav. Vieno kiaušinio dvynių susidarymo galimumų viename trofoblaste schema (B. Petenas)

A, *B*, *C* — viename trofoblaste embrioblastas persiskyręs į dvi dalis ir iš tuo būdu susidariusių dviejų embrioblastų toliau vystosi du embrionai; *D*, *E*, *F* — trofoblasto viduje vienas embrioblastas iš paviršiaus šiek tiek pradėjęs dalytis į dvi dalis, bet toliau nesidalijąs (*D*). Vėliau (*E*, *F*) iš šio embrioblasto susidarę vienas amnionas ir vienas trynio maišas, bet gemaliniame skyde susidariusios dviejų embrionų užuomazgos

suaugimai atsiranda vystantis dvyniams iš vieno kiaušinio, todėl lig šiol nežinoma skirtingų lyčių embrionų suaugimų, nors tai nėra negalima.

Iki šiol nenustatyta, kodėl kartais iš vieno kiaušinio vystosi du embrionai. Taip pat neišaiškintos ir embrionų suaugimų priežastys. Manoma, kad dėl kokių nors priežasčių čia gali turėti įtakos motinos hormoninės pusiausvyros sutrikimai.

III skyrius
ORGANOGENEZĖ

Susidarius embrioniniam skydui, pradžioje iš dviejų gemalinių lapelių — ektodermos ir entodermos, o vėliau tarp jų susidarant trečiajam — mezodermai, pradeda vystytis ir embriono organų užuomazgos. Jos vystosi susidarant gemalinių lapelių raukšlėms, iškilimams, įlinkimams.

Kiekvieno organo užuomazgos pradžia susidaro iš vieno kurio gemalinio lapelio. Todėl skiriami ektoderminės, entoderminės ir mezoderminės kilmės organai. Tačiau vėliau į besivystančios organo užuomazgos sudėtį įeina ir kitų gemalinių lapelių gyvoji medžiaga.

Vystantis kiekvieno organo užuomazgai, lygiagrečiai vyksta du procesai: organo formos vystymasis — morfogenezė, ir organo histologinės struktūros vystymasis — histogenezė.

Įvairių organų vystymasis ne vienu laiku prasideda ir ne vienu laiku baigiasi. Jis vyksta visą individo embrioninį ir poembrioninį gyvenimą. Emrioninį organo vystymąsi paprastai laikome baigtu tada, kai šis organas jau gali atlikti savo funkciją, nors po to jis dar vystosi ir auga. Vieni organai pradeda vykdyti savo funkciją labai anksti, embrioniniu laikotarpiu, pavyzdžiui širdis ir kraujagyslės, kiti — labai vėlai, po gimimo, ar net tada, kai organizmas subręsta, pavyzdžiui lytiniai organai, pieno liaukos.

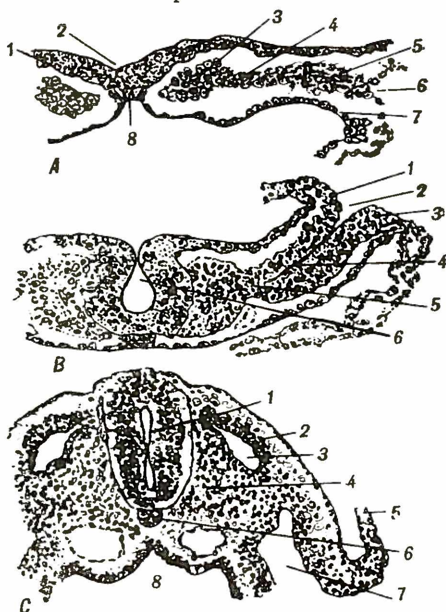
Žmogaus embrione iš visų gemalinių lapelių pirmiausia vystosi ektoderma, paskui entoderma ir galiausiai mezoderma. Ta pat tvarka kinta ir organų užuomazgos: pavyzdžiui, pirmiausia iš ektodermos susidaro nervinė plokštelė, vėliau iš entodermos formuojasi pirminė žarna ir dar vėliau — mezodermos segmentai. Todėl organų ir jų sistemų vystymąsi tenka peržiūrėti ta pat tvarka — pirmiausia nagrinėjant ektoderminės kilmės organų vystymąsi, vėliau — entoderminės ir paskiausiai — mezoderminės. Šis suskirstymas nėra tikslus, nes organų vystymesi dažnai dalyvauja iš visų trijų gemalinių lapelių kilę audiniai. Pagaliau įvairios endokrininės sistemos liaukos pradeda vystytis iš įvairių gemalinių lapelių.

EKTODERMINĖS KILMĖS ORGANŲ VYSTYMASIS

Iš ektodermos pradeda vystytis nervų sistema, jutimo organai. oda, burnos, nosies ertmė. Pastarųjų ertmių vystymąsi reikia palikti nagrinėti kartu su virškinimo sistemos vystymusi, nors ši sistema vystosi iš entodermos. Taip tenka daryti dėl to, kad minėtųjų ertmių vystymasis susijęs su virškinimo sistemos vystymusi. Todėl ektoderminės kilmės organų grupėje peržiūrėsime tik nervų sistemos, jutimo organų ir odos vystymąsi.

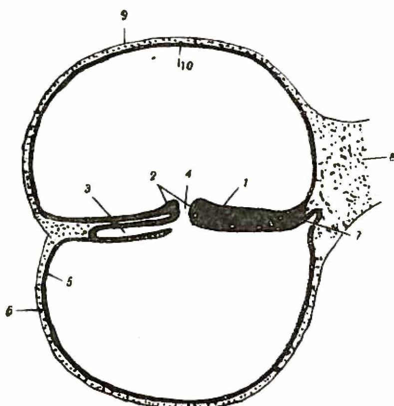
NERVŲ SISTEMOS VYSTYMASIS

Žmogaus gemale (17—18 dienų) kranialiai nuo pirminio ruožo ir pirminio mazgo pirminio ruožo tęsinio kryptimi atsiranda pailgas ektodermos sustorėjimas — n e r v i n ė p l o k š t e l ė. Vadinasi, čia šiuo metu vienasluoksnės ektodermos ląstelės pasidaro aukštos prizminės. Susidariusi nervinė plokštelė tuoj pradeda



36 pav. Nervinio vamzdelio vystymasis (B. Petenas)

A — nervinės plokštelės stadija: *1* — nervinė plokštelė; *2* — nervinės vagelės pradžia; *3*, *4*, *5* — mezoderma; *6* — celomas; *7* — entoderma; *8* — chorda; *B* — nervinės vagelės stadija: *1* — somatopleura; *2*, *4* — celomas; *3* — splanchnopleura; *5* — mezodermos segmento kojytė; *6* — nervinė vagelė; *C* — nervinio vamzdelio stadija: *1* — nervinis vamzdelis; *2* — dermatomas; *3* — mezodermos segmentų ertmė; *4* — sklerotomas; *5* — amniono sienelė; *6* — chorda; *7* — celomas; *8* — žarna



37 pav. Canalis neurentericus (schema)

1 — pirminis ruožas; *2* — pirminis mazgas; *3* — galvos atauga; *4* — canalis neurentericus; *5* — trynio maišo entoderma; *6* — trynio maišo mezoblastas; *7* — allantojo užuomazga; *8* — embriono kojytė, kuria jis prisitvirtinęs prie trofoblasto; *9* — amniono mezoblastas; *10* — amniono ektoderma

įlinkti link po ja besivystančios nugaros stygos, sudarydama nervinę vagelę (36 pav.). Pastarosios kraštai vis labiau kyla virš ektodermos, sudarydami paviršiuje nervinius krantelius.

Embrionui atsiribojant nuo trynio maišo ir susidarant pirminei žarnai, kranialiniame embriono gale greičiau augantieji nerviniai kranteliai prasikiša pro jį kranialiai ir dorsaliai.

Aštuonis mezodermos segmentus turinčiame 22 dienų žmogaus embrione, susijungiant nerviniams kranteliams, iš nervinės vagelės ties penktuoju mezodermos segmentu pradeda susidaryti nervinis vamzdelis. Nuo čia jis plinta į kranialinę ir kaudalinę pusę. Kaudalinis nervinio vamzdelio galas remiasi į pirminės duobės angą, susidariusią pirminio mazgo vietoje. Nykstant ties minėtąja anga esančiai entodermai, nervinio vamzdelio kaudalinis galas pro buvusią pirminės duobės angą susisiekia su šiuo metu iš trynio maišo susidarančia pirmine žarna. Šis buvęs pirminės duobės angos kanalas, dabar jungiantis kaudalinį nervinio vamzdelio galą su pirmine žarna, vadinamas nerviniu žarnos kanalu *(canalis neurentericus)* (37 pav.).

Dvidešimt du mezodermos segmentus turinčiame žmogaus embrione užsidaro kranialinis nervinio vamzdelio galas, o 26 mezodermos segmentus turinčiame žmogaus embrione — kaudalinis galas ir tuo pačiu išnyksta nervinis žarnos kanalas.

Nervinė vagelė savo šonais per nervinius krantelius tiesiog pereina į likusią ektodermą. Kai iš nervinės vagelės susidaro nervinis vamzdelis, pastarasis jau atsiskiria nuo likusios ektodermos ir, truputį nutolęs, lieka po ja.

Nugaros smegenys

Iš nervinio vamzdelio vystosi nugaros ir galvos smegenys. Filogenetiškai ir ontogenetiškai nugaros smegenų vystymosi pradžia yra ankstesnė, negu galvos smegenų.

Iš nervinio vamzdelio dalies, esančios į kaudalinę pusę nuo galvos smegenų pūslelių, vystosi nugaros smegenys.

Iš nervinio vamzdelio ertmės išsivysto centrinis nugaros smegenų kanalas (canalis centralis).

Jau nervinio vamzdelio užsidarymo metu ventralinė ir dorsalinė jo sienelės lieka plonos, o šoninės — juo toliau, tuo labiau storėja, greitai besidauginant ląstelėms. Todėl centrinis nugaros smegenų kanalas pradeda darytis iš šonų suploto plyšio formos. Storėjančiose šoninėse besivystančių nugaros smegenų sienelėse skiriamos ventralinė ir dorsalinė zonos. Pirmojoje vystosi motoriniai nugaros smegenų neuronai, antrojoje — jaučiamieji ir asociaciniai.

Ventralinės zonos motorinių neuronų besivystančios neuritinės ataugos, sudarydamos priekines nugaros smegenų nervų šakneles,

anksti įauga į besivystančių rankų ir kojų užuomazgas ir sueina į sąryšį su besivystančiais raumenimis. Nugarinių ganglijų neuronų neuritai, sudarydami užpakalines nugaros smegenų nervų šakneles, įauga į dorsalinę nugaros smegenų zoną, o jų dendritai auga į periferiją, į audinius. Tuo būdu nugaros smegenys susiriša su organizmo audiniais ir motoriniais, ir jaučiamaisiais laidais. Besivystančių nugaros smegenų šoninėse sienelėse vystosi vegetacinės nervų sistemos branduoliai, kurie pradžioje būna giliau, o vėliau pereina į šoninius nugaros smegenų ragus.

Žmogaus embriono, kurio ilgis iki 5 cm, nugaros smegenys siekia kaudalinį stuburo kanalo galą. Vėliau jos auga lėčiau, negu stuburas. 6 cm ilgio žmogaus embriono nugaros smegenys jau nesiekia kaudalinio stuburo kanalo galo. 22 cm ilgio žmogaus embriono kaudalinis nugaros smegenų galas užsibaigia ties trečiuoju juosmens slanksteliu, o toliau eina tik plonas, sudarantis nugaros smegenų tęsinį, galinis siūlas (filum terminale).

Iš nugaros smegenų išeinančios nugaros smegenų nervų šaknys eina per tarpslankstelines angas. Šių nervų šaknų vystymosi pradžioje minėtosios angos būna ties atitinkamų šaknų išėjimu iš nugaros smegenų, bet vėliau, stuburui kaudaliai ilgėjant greičiau, negu nugaros smegenims, kaudalinių nugaros smegenų nervų šaknų išėjimo atitinkamos tarpslankstelinės angos nuslenka į kaudalinę pusę. Tada jau šių nervų šaknelės, išėjusios iš nugaros smegenų, stuburo kanalu eina kaudaliai, prisiglaudusios prie galinio siūlo, kol pasiekia tarpslankstelines angas. Šios kaudalinių nugaros smegenų nervų šaknys kaudaliniame nugaros smegenų gale sudaro vadinamąją arklio uodegą (cauda equina).

Nervinį vamzdelį ir iš jo susidarančias galvos smegenų pūsleles iš pradžių sudaro vienas sluoksnis prizminių ląstelių. Vėliau, šioms ląstelėms besidauginant, nervinio vamzdelio ir minėtųjų pūslelių sienelė tampa daugiasluoksnė. Tada ląstelių branduoliai koncentruojasi arčiau nervinio vamzdelio ir smegenų pūslelių ertmės, o išorinę sienelės dalį sudaro šių ląstelių citoplazma be branduolių.

Nervinio vamzdelio ir smegenų pūslelių sienelę sudarančios ląstelės pradžioje būna vienodos, o vėliau, kai ši sienelė pradeda darytis daugiasluoksnė, ją sudarančios ląstelės pradeda skirtis į dvi ląstelių rūšis. Vienos jų lieka pailgos ir savo smailėjančiais galais siekia vidinį ir išorinį nervinio vamzdelio ar smegenų pūslelių paviršių. Šios ląstelės vadinamos s p o n g i o b l a s t a i s. Iš jų vėliau vystosi n e u r o g l i j a. Kitos ląstelės netenka ryšio su išoriniu ir vidiniu nervinio vamzdelio ar smegenų pūslelių sienelės paviršiumi, tampa apskritos ir vadinamos n e u r o b l a s t a i s. Iš jų vėliau vystosi nervinės ląstelės, dar vadinamos n e u r o n a i s.

Dalis spongioblastų ir vėliau pasilieka prie vidinio nervinio vamzdelio ir smegenų pūslelių paviršiaus. Jie susigrupuoja vienu ląstelių sluoksniu, išklojančiu centrinį nugaros smegenų kanalą

ir smegenų skilvelius. Šios ląstelės čia sudaro epitelinio tipo neurogliją, vadinamą ependima.

Likusieji spongioblastai vėliau nutolsta gilyn nuo vidinio nervinio vamzdelio ar smegenų pūslelių sienelės paviršiaus. Iš šių spongioblastų vystosi kitos neuroglijos ląstelių rūšys: ilgomis ir trumpomis ataugomis astrocitai, oligodendroglija, Švano ląstelės.

Kai nervinio vamzdelio ir smegenų pūslelių sienelėje pradeda susidaryti trys ląstelių sluoksniai — pamatinis, vidurinis ir išorinis, arba paviršinis, tada pirmąjį sudaro ependimos ląstelės, antrąjį — neuroblastai ir trečiąjį — likusieji spongioblastai.

Neuroblastai yra apskritos ląstelės be ataugų. Vėliau, iš jų išsivystant nervinei ląstelei, išauga ataugos. Pirmiausia neuroblastui išauga neuritinė atauga (tada jis tampa unipoliarine ląstele), vėliau — dendritinės ataugos (tada jis tampa multipoliarine ląstele). Taip išsivysto centrinę nervų sistemą sudarančios multipoliarinės nervinės ląstelės.

Besivystančių nervinių ląstelių citoplazmoje atsiranda neurofibrilės. Pirmosios neurofibrilės pastebimos 5 mm ilgio žmogaus embriono neuronuose. Žymiai vėliau neuronų citoplazmoje vystosi tigroidinė medžiaga (Nislio grūdeliai).

Centrinėje nervų sistemoje nervinės ląstelės sudaro pilkąją smegenų medžiagą, būtent, centrinės nervų sistemos branduolius ir smegenų žievę. Šių nervinių ląstelių ataugos, apdengtos mielininiu dangalu, sudaro baltąją smegenų medžiagą.

Mielininio dangalo vystymosi pradžia centrinės nervų sistemos nervinių skaidulų paviršiuje pastebėta 10 cm ilgio žmogaus embrione, pirmiausia prieanginio nervo (n. vestibularis) skaidulų paviršiuje. Mielininis dangalas anksčiau apdengia tas nervines skaidulas, kurios yra filogeneziškai senesnės ir anksčiau pradeda vykdyti savo funkciją. Motorines nervines skaidulas mielininis dangalas aptraukia greičiau, negu jaučiamąsias.

Galvos smegenys

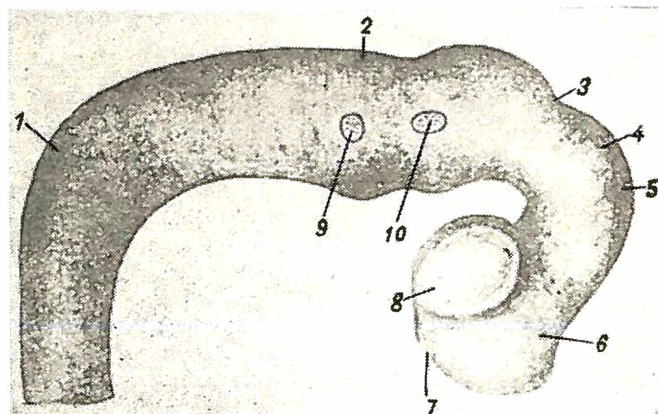
Septynius mezodermos segmentus turinčio žmogaus embriono kranialinis nervinės vagelės galas, kai iš minėtosios vagelės dar tik pradeda susidaryti nervinis vamzdelis, nežymiom sąsmaukom jau pradeda skirstytis į tris dalis: priekines smegenis *(prosencephalon)*, vidurines smegenis *(mesencephalon)* ir rombines smegenis *(rhombencephalon)*. Šios visos trys dalys sudaro būsimųjų galvos smegenų pradžią.

Priekinės smegenys yra prieš kranialinį nugaros stygos galą. Jų kraštuose, einant ventraline kryptimi ir į šonus, susidaro įdubusios akių duobelės — akių užuomazgos.

Vidurinės ir rombinės smegenys yra ties nugaros stygos kranialine dalimi. Rombinių smegenų užpakalinės pusės šonuose šiuo

metu formuojasi pirmieji keturi mezodermos segmentai. Užsidarant kranialiniam nervinio vamzdelio galui, pradinės trys galvos smegenų dalys sudaro dabar to pat vardo tris smegenų pūsleles (38 pav.). Iš akių duobelių šiuo metu susidaro akių pūslelės.

Atsirandant pirmosioms trims galvos smegenų pūslelėms, kartu vystosi ir galvos smegenų įlinkimai. Pirmiausia iš ventralinės pusės dorsaline kryptimi susidaro viršugalvio ir sprando



38 pav. Žmogaus embriono (4,84 mm ilgio) nervinio vamzdelio galvinis galas (H. Bėnigas)

1 — sprando įlinkimas; *2* — rhombencephalon; *3* — isthmus rhombencephali; *4* — mesencephalon; *5* — viršugalvio įlinkimas; *6* — prosencephalon; *7* — lamina terminalis; *8* — akies pūslelė; *9* — n. statoacusticus; *10* — n. trigeminus

įlinkimai. Pirmasis ties vidurinių smegenų pūslelės viduriu, užlinkstant priekinių smegenų pūslelei ventraliai, pro galvinį nugaros stygos galą. Todėl ties šiuo įlinkimu baigiasi galvinis nugaros stygos galas.

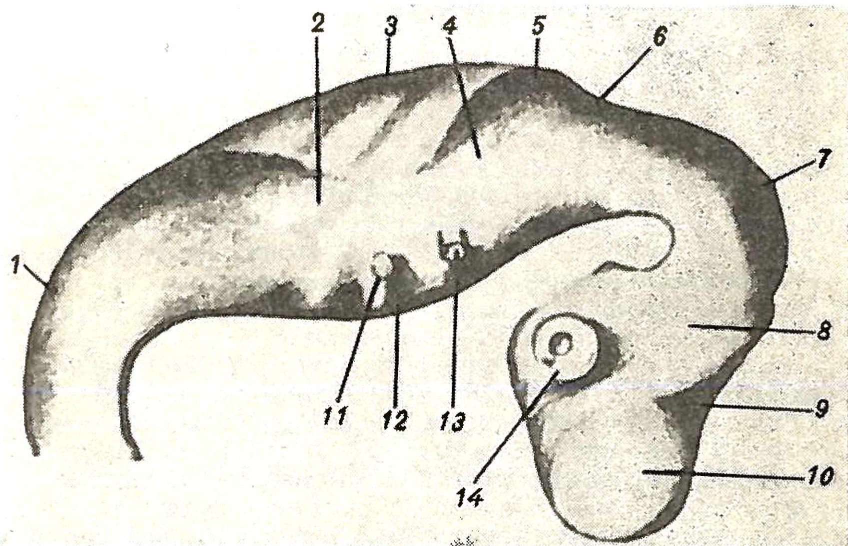
Sprando įlinkimas susidaro tarp rombinių smegenų pūslelės ir už jos kaudaliai esančios likusios nervinio vamzdelio dalies. Vystantis sprando įlinkimui, visas galvinis embriono galas užlinksta ventraliai.

Maždaug 10—15 mm ilgio žmogaus embrione kiek arčiau priekinio rombinių smegenų pūslelės galo galvos smegenys įlinksta iš dorsalinės pusės ventraline kryptimi; atsiranda vadinamasis tilto įlinkimas. Šios pūslelės šonuose dabar atsiranda vienas po kito į eilę išsidėstę nežymūs iškilimai, vadinami neuromerais.

Apie 7 mm ilgio žmogaus embriono priekinių smegenų pūslelės priekinio galo šonuose pradeda vystytis kaip įdubusios kišenės dvi naujos smegenų pūslelės, sudarančios didžiųjų galvos smegenų pusrutulių pradžią. Šios pūslelės vadinamos galinių

smegenų pūslelėmis *(telencephalon)*. Likusi tarp šių pūslelių anksčiau buvusi priekinių smegenų pūslelė dabar jau sudaro tarpinių smegenų pūslelę *(diencephalon)* (39 pav.).

Besivystantis tilto įlinkimas padalija rombinių smegenų pūslelę į dvi pūsleles, kurių priekinė vadinama užpakalinių



39 pav. Žmogaus embriono (7,5 mm ilgio) nervinio vamzdelio galvinis galas (H. Bėnigas)

1 — sprando įlinkimas; *2* — myelencephalon; *3* — rhombencephalon dorsalinė sienelė; *4* — metencephalon; *5* — smegenėlių užuomazga; *6* — isthmus rhombencephali; *7* — viršugalvio įlinkimas ties mesencephalon viduriu; *8* — diencephalon; *9* — vaga, skirianti telencephalon nuo diencephalon; *10* — telencephalon; *11* — n. statoacusticus; *12* — tilto įlinkimas; *13* — n. trigeminus; *14* — akies taurelė

smegenų pūslele *(metencephalon)*, o užpakalinė — pailgųjų smegenų pūslele *(myelencephalon)*. Šių dviejų naujai susidariusių pūslelių ertmės, pūslelėms toliau besivystant, susijungia į vieną bendrą ertmę, kuri sudaro ketvirtąjį smegenų skilvelį.

Šio skilvelio dugnas turi rombo formą ir dėl to vadinamas rombine duobe (fossa rhomboidea). Jos šonuose susidaro ketvirtojo smegenų skilvelio šoninės kišenės. Kaudaliai šis skilvelis lieka tiesiog susijungęs su centriniu nugaros smegenų kanalu (canalis centralis).

Iš užpakalinių smegenų pūslelės dorsalinės sienelės vystosi smegenėlės. Toje vietoje iš smegenėlių pūslelės dorsalinės sienelės susidaro lūpų formos iškyšuliai. 1,5 cm ilgio žmogaus embrione kranialinės šių iškyšulių dalys sustorėja, sudarydamos smegenėlių užuomazgą. 8 cm ilgio žmogaus embrione jau matoma

smegenėlių pusrutulių pradžia, o 10 cm ilgio žmogaus embriono smegenėlių paviršiuje pradeda susidaryti smegenėlių žievės vagos ir vingiai.

Iš pradžių smegenėlių pūslelę sudaro vienas kubinių ląstelių sluoksnis. Vėliau, šioms ląstelėms dauginantis, besivystančių smegenėlių srityje susidaro trys ląstelių sluoksniai: 1) ependiminis, išklojantis ketvirtojo smegenų skilvelio ertmę, 2) vidurinis ir 3) pakraštinis, išorinis. Susidarant išorinei smegenėlių formai, prasideda ir jų žievės susidarymas. Šiuo metu vidurinio sluoksnio ląstelės keliauja į pakraštinį sluoksnį ir sudaro ganglines Purkinjė ląsteles, o po pastarosiomis likusios pakraštinio sluoksnio ląstelės sudaro smegenėlių žievės grūdėtojo sluoksnio ląsteles — grūdus. Likusios vidurinio sluoksnio ląstelės sudaro smegenėlių branduolius, prie kurių ateina Purkinjė ląstelių neuritinės ataugos.

Smegenėlės anksti susiriša su V (n. trigeminus) ir VIII (n. statoacusticus) galvos smegenų nervų branduoliais.

Kranialiai ir kaudaliai nuo smegenėlių esanti smegenėlių pūslelės sienelės dorsalinė dalis lieka plona ir sudaro p r i e k i n ę ir u ž p a k a l i n ę s m e g e n ė l i ų b u r e s *(velum medullare anterius et posterius)*. Už smegenėlių esanti smegenėlių pūslelės dorsalinės sienelės dalis, kartu su pailgųjų smegenų pūslelės dorsaline sienele sudarydama dorsalinę ketvirtojo smegenų skilvelio sienelę, turi rombo formą. Ji lieka plona, tik iš vieno kubinių ependiminių ląstelių sluoksnio. 2 cm ilgio žmogaus embrione prie šios dorsalinės ketvirtojo smegenų skilvelio sienelės išorinės pusės prisijungia besivystančių smegenų dangalų mezenchima ir atsiranda šios sienelės raukšlės. 3 cm ilgio žmogaus embrione šios raukšlės su jų mezenchimoje išsivysčiusiu kraujagyslių tinklu įsikiša į ketvirtojo smegenų skilvelio ertmę ir sudaro k e t v i r t o j o s m e g e n ų s k i l v e l i o k r a u j a g y s l i n į r e z g i n į *(plexus chorioideus ventriculi quarti)*.

Ventralinėje smegenėlių pūslelės sienelėje išsivysto tiltas (pons Varolii) ir tilto branduoliai.

Pailgųjų smegenų pūslelės pagrindinę plokštelę sudaro jos ventralinė sienelė kartu su dorsolateraliai nuo šios sienelės esančiomis šoninėmis sienelėmis. Iš minėtosios plokštelės vystosi pailgosios smegenys. Be to, iš pailgųjų smegenų pūslelės šoninių sienelių vystosi alyvų branduolių grupė.

Pailgųjų smegenų pūslelės pagrindinės plokštelės dorsalinėje zonoje vystosi trys grupės pailgųjų smegenų jaučiamųjų branduolių. Lateraliausiai vystosi V (n. trigeminus) ir VIII (n. statoacusticus) galvos smegenų nervų porų jaučiamieji branduoliai, medialiai nuo šių — IX (n. glossopharyngeus) ir dar medialiau — X (n. vagus) galvos smegenų nervų porų jaučiamieji branduoliai.

Pailgųjų smegenų pūslelės pagrindinės plokštelės ventralinėje zonoje vystosi n. glossopharyngeus, n. vagus, n. lingualis motoriniai branduoliai.

Rombinių smegenų pūslelės ventralinės sienelės priekinėje dalyje vystosi V (n. trigeminus), VI (n. abducens) ir VII (n. facialis) galvos smegenų nervų porų motoriniai branduoliai ir tilto branduoliai.

Vidurinių smegenų pūslelės ertmė, šiai pūslelei toliau vystantis, susiaurėja ir tampa smegenų vandentiekiu — aquaeductus cerebri (Sylvii),— jungiančiu tretįjį ir ketvirtąjį smegenų skilvelius.

Dorsalinė vidurinių smegenų pūslelės sienelė jau 5 cm ilgio žmogaus embrione pradeda sudaryti porinius iškilimus, iš kurių toliau vystosi keturkalnis (lamina quadrigemina).

Vidurinių smegenų pūslelės ventralinė ir šoninės sienelės sustorėdamos sudaro šios pūslelės pagrindinę plokštelę, kurioje vystosi raudonieji branduoliai (nuclei rubri), nervi oculomotorii (III) ir nervi trochleares (IV) branduoliai. Čia pat eina smegenų kojyčių nervinės skaidulos.

Toliau vystantis tarpinių, vidurinių, užpakalinių ir pailgųjų smegenų pūslelėms, iš pradžių dorsalinę jų sienelę sudaro plona dengiamoji plokštelė, o šonines ir ventralinę — storesnė pagrindinė plokštelė. Šių pūslelių šonais, arčiau ventralinės pusės, einanti vagelė (sulcus limitans) skiria pagrindinę šių pūslelių plokštelę į ventralinę ir dorsalinę zonas.

Tarpinių smegenų pūslelei toliau vystantis, jos ertmė sudaro trečiąjį smegenų skilvelį.

Tarpinių smegenų pūslelės priekinę sienelę sudaro galinė plokštelė *(lamina terminalis)*, kuri išsivysto užsidarius anksčiau toje vietoje buvusiam priekiniam nervinio vamzdelio galui. Susidarius didiesiems galvos smegenų pusrutuliams, galinė plokštelė sustorėja. Pro ją praeina pluoštu nervinių ląstelių ataugos iš vieno smegenų pusrutulio į kitą, sudarydamos čia priekinę smegenų jungtį *(commissura cerebri anterior)* (žr. 42 pav.).

Dorsalinė, dengiamoji, tarpinių smegenų pūslelės sienelė lieka plona, iš vieno kubinių ląstelių sluoksnio. Ji susiraukšlėja ir savo raukšlėmis įlinksta į trečiojo smegenų skilvelio ertmę. Išoriniame, dorsaliniame, šios sienelės paviršiuje išsivysto kraujagyslių tinklas apsuptas mezenchimos ląstelių. Dorsalinė tarpinių smegenų pūslelės susiraukšlėjusi sienelė drauge su jos paviršiuje esančiu kraujagyslių tinklu sudaro trečiojo smegenų skilvelio kraujagyslinį rezginį *(plexus chorioideus ventriculi tertii)*.

Tarpinių smegenų pūslelės dorsalinės sienelės kaudalinis galas jau 7 cm ilgio žmogaus embrione pradeda sudaryti kaudaliai iškyšulį, kuris yra kankorėžinės liaukos *(epiphysis cerebri)* užuomazga.

Akių užuomazgos susiformuoja smegenų pūslelių susidarymo pradžioje. Vėliau jos lieka savo kojytėmis, iš kurių vystosi regimieji nervai, susirišusios su tarpinių smegenų pūslele.

Tarpinių smegenų pūslelės priekinėje sienelėje, žemiau priekinės smegenų jungties, išsivysto regimųjų nervų medialinių pusių skaidulų kryžmė (*chiasma opticum*). Kaudaliai nuo jos ventralinė tarpinių smegenų pūslelės sienelė sudaro ventraline kryptimi piltuvo formos daubą — piltuvą (*infundibulum*). Susmailėjusi pastarojo viršūnė sudaro hipofizio (hypophysis) užpakalinės (neurohipofizis) dalies užuomazgą.

Tarpinių smegenų pūslelės šoninės sienelės, susidarant jose po dvi išilgines vageles, pasidalija į tris dalis. Iš vidurinės dalies vystosi regimasis gumburas (*thalamus opticus*), todėl ši dalis ir vadinama regimojo gumburo dalimi (regio thalamica). Ventraliai nuo regimojo gumburo lieka pagumburinė šoninės sienelės dalis (regio hypothalamica), kuri 14 mm ilgio žmogaus embriono pagumburine vaga atsiskiria nuo regimojo gumburo. 20 mm ilgio žmogaus embrione dorsaliai nuo regimojo gumburo susidaro antgumburinė vaga, kuri nuo regimojo gumburo atskiria virš jo esančią antgumburinę šoninės sienelės dalį.

Vėliau regimasis gumburas greičiau auga ir virš jo esanti tarpinių smegenų pūslelės šoninės sienelės dalis lieka maža, prie kankorėžinės liaukos.

Regimojo gumburo srityje vystosi regimieji branduoliai. Ventraliai nuo jų vystosi pilkasis gumburas (*tuber cinereum*) ir speniniai kūnai (*corpora mamillaria*).

Tarpinių smegenų pūslelės šoninės sienelės ventraliai nuo regimojo gumburo esančioje pagumburinėje dalyje vystosi vegetacinės nervų sitemos branduolių grupė.

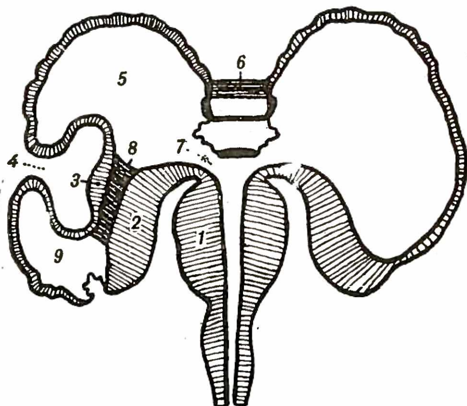
Kol žmogaus embrionas nuo 12 mm pasiekia 5 cm ilgį, greitai auga ypač galinių galvos smegenų pūslelės. Didėdamos jos sudaro didžiuosius galvos smegenų pusrutulius. Jų medialiniai paviršiai virš tarpinių smegenų pūslelės priartėja vienas prie kito. Ventraliniuose abiejų galinių galvos smegenų pūslelių paviršiuose atsiranda po vieną iškyšulį, kuris sudaro uodžiamojo tako (*tractus olfactorius*) ir uodžiamojo bumblio (*bulbus olfactorius*) pradžią. Didėdami smegenų pusrutuliai iš dorsalinės pusės ir iš šonų padengia tarpinę ir vidurinę smegenų pūsleles.

Iš galinių smegenų pūslelių ertmių vystosi šoniniai smegenų skilveliai (*ventriculi cerebri laterales*). Tose anksčiau buvusios priekinės, o dabar tapusios tarpine, smegenų pūslelės vietose, iš kurių išsivystė galinių smegenų pūslelės, lieka tarpskilvelinės angos (*foramina interventricularia*), jungiančios šoninius smegenų skilvelius su tarpinės smegenų pūslelės ertme (40 pav.).

Virš tarpskilvelinių angų, medialinėje besivystančių didžiųjų galvos smegenų pusrutulių pusėje, kur smegenų pusrutulių medialinės sienelės kraštas pereina į dorsalinę tarpinių smegenų pūslelės sienelę, vystosi smegenų šoninių skilvelių kraujagysliniai tink-

lai (plexus chorioidei). Tose vietose smegenų pusrutulių sienelė lieka plona, iš vieno kubinių ląstelių sluoksnio, ir gilia raukšle įlinksta į šoninių skilvelių ertmes. Į šią raukšlę įauga kraujagyslinis tinklas, padengtas iš skilvelio ertmės pusės vienu įlinkusios smegenų pusrutulių sienelės kubinių ląstelių sluoksniu.

Dorsaliai nuo šoninių skilvelių kraujagyslinių tinklų medialinė besivystančių smegenų pusrutulių sienelė, sustorėjusi į skilvelio vidų, sudaro pailgą krantą — hippocampus. Ties juo smegenų pusrutulių medialinės sienelės išoriniame medialiniame paviršiuje susidaro vaga—fissura hippocampi.



40 pav. Žmogaus embriono frontalinis galvos smegenų piūvis ties tarpskilvelinėmis angomis (schema) (J. Delmas)

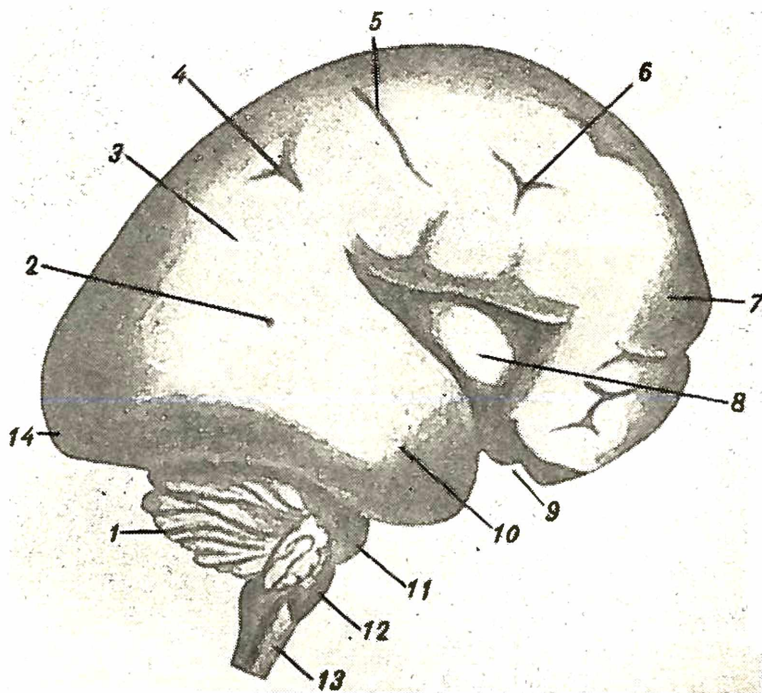
Dešinėje — ankstesnė, kairėje — vėlesnė vystymosi stadija: *1* — thalamus; *2* — corpus striatum; *3* — insula; *4* — fossa cerebri lateralis; *5*, *9* — ventriculus lateralis; *6* — corpus callosum; *7* — foramen interventriculare; *8* — šoninės telencephalon sienelės (insula) suaugimas su vidine telencephalon sienele (corpus striatum)

Besivystančių smegenų pusrutulių lateralinių sienelių ventralinės dalys greičiau storėja, nes čia vystosi d r y ž u o t o j o k ū n o (*corpus striatum*) branduoliai. Lateraliai nuo dryžuotųjų kūnų esanti smegenų pusrutulių lateralinių sienelių sustorėjusi ventralinė dalis sudaro s e n ą j ą ž i e v ę (*palaeopallium*). Besivystančių smegenų pusrutulių lateralinės sienelės dalis, esanti dorsaliai nuo dryžuotojo kūno, kartu su dorsaline šių pusrutulių sienele ir medialinės sienelės dalimi, esančia dorsaliai nuo hippocampus, sudaro n a u j o s i o s s m e g e n ų ž i e v ė s (*neopallium*) pradžią. Senoji žievė rišasi su uodimo organu, o naujoji — per regimąjį gumburą su visu organizmu.

Išsivystantieji dryžuotieji kūnai savo kaudaliniais galais pasiekia regimuosius gumburus ir su jais susijungia (žr. 40 pav.). Minėjome, kad regimieji gumburai vystosi iš tarpinių smegenų pūslelės šoninių sienelių. Vadinasi, susirišant dryžuotajam kūnui su regimuoju gumburu, lateralinė besivystančių didžiųjų galvos smegenų pusrutulių sienelė per dryžuotąjį kūną būna susijusi su regimuoju gumburu. Todėl, didėjant besivystantiems smegenų pusrutuliams, ši jų sienelės vieta sudaro s a l ą (*insula*), kurią didėdami pusrutuliai apgaubia lanku. Nuo salos smegenų pusrutulių šoniniame paviršiuje, jų susilenkimo vietoje, lieka gili š o n i n ė s m e g e n ų d a u b a (*fossa cerebri lateralis*).

Buvusi užpakalinė smegenų pusrutulių dalis, dabar užsilenkusi iš užpakalio žemyn ir į priekį, sudaro s m i l k i n i n ę

pusrutulių skiltį *(lobus temporalis)* (41 pav.). Likęs užpakalinis smegenų pusrutulio galas sudaro pakaušinę skiltį *(lobus occipitalis)*. Priekinis smegenų pusrutulio galas sudaro kaktinę skiltį *lobus frontalis)*. Smegenų pusrutulio dalis, esanti virš salos tarp kaktinės ir pakaušinės skilčių, sudaro viršugalvinę skiltį *(lobus parietalis)*.



41 pav. Šeštojo mėnesio žmogaus embriono galvos smegenys iš dešinės pusės (H. Benigas)

1 — smegenėlės; *2* — sulcus temporalis superior; *3* — lobus parietalis; *4* — sulcus interparietalis; *5* — sulcus centralis; *6* — sulcus praecentralis inferior; *7* — lobus frontalis; *8* — insula; *9* — lobus olfactorius; *10* — lobus temporalis; *11* — tiltas; *12* — oliva; *13* — pailgosios smegenys; *14* — lobus occipitalis

Nuo penktojo embrioninio vystymosi mėnesio vidurio didžiųjų galvos smegenų pusrutulių paviršiuje pradeda atsirasti vagos ir vingiai. Pirmiausia atsiranda centrinė vaga (sulcus centralis), o paskui ją — kitos.

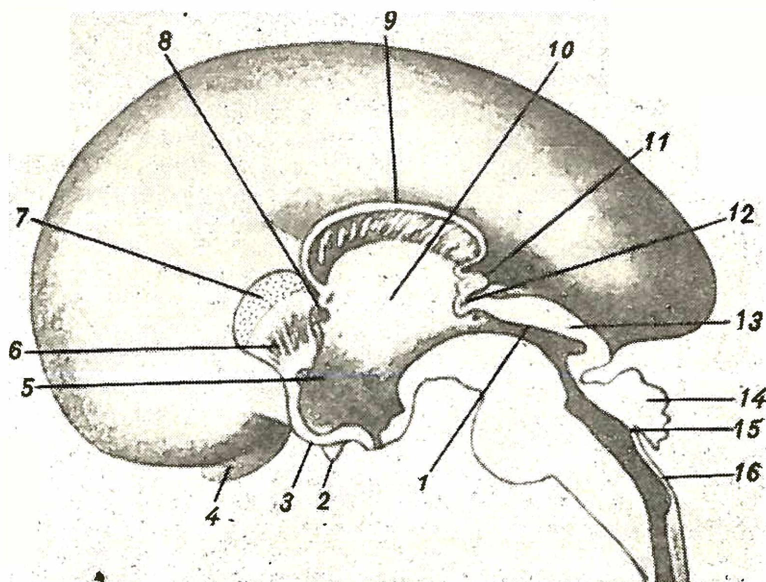
Vystantis smegenų žievei, šoninių smegenų skilvelių ertmės palyginamai mažėja ir kinta jų forma, susidaro priekinis, užpakalinis ir apatinis skilvelių ragai.

Dryžuotojo kūno ląstelės pasiskirsto į du branduolius — nucleus caudatus et nucleus lenticularis, tarp kurių lieka tarpas, vadinamas vidine kapsule *(capsula interna)*. Per šią kap-

šulę eina nervinės skaidulos, jungiančios smegenų žievę su smegenų kamieno branduoliais.

Žmogaus smegenys pasižymi ypač stipriais ryšiais tarp abiejų didžiųjų galvos smegenų pusrutulių.

Trijų centimetrų žmogaus embrione atsiranda pirmasis ryšys tarp didžiųjų galvos smegenų pusrutulių — tai priekinė smegenų jungtis. Ji eina per vidurį galinės plokštelės, uždarančios priekinį



42 pav. Žmogaus embriono (10,2 cm ilgio) vidurinis sagitalinis galvos smegenų piūvis (H. Benigas)

1 — aquaeductus cerebri; *2* — n. opticus; *3* — lamina terminalis; *4* — bulbus olfactorius; *5* — commissura anterior; *6* — septum pellucidum; *7* — corpus callosum; *8* — foramen interventriculare; *9* — diencephalon dorsalinė sienelė; *10* — ventriculus tertius; *11* — corpus pineale (epiphysis); *12* — commissura posterior; *13* — lamina quadrigemina; *14* — cerebellum; *15* — ventriculus quartus; *16* — velum medullare posterius

nervinio vamzdelio galą. Iš vieno Amonio rago (cornu Ammoni) į kitą einančios nervinės skaidulos 6 cm ilgio žmogaus embrione pradeda sudaryti skliautą *(fornix)*. Pastarąjį sudaro du sulenkti skaidulų pluoštai, kurie į užpakalį ir žemyn nutolsta vienas nuo kito ir ten jų galai išsiplečia. Tame pat vystymosi laikotarpyje susidaro ir didžioji smegenų jungtis *(commisura cerebri magna)* (42 pav.).

Vėliausiai vystosi viršutinė ir užpakalinė jungtys prie kankorėžinės liaukos užuomazgos.

Vystantis didžiųjų galvos smegenų pusrutulių žievei, medialiai nuo dryžuotųjų kūnų atsiranda hippocampus žievė, lateraliai — senoji žievė ir aukščiau, dorsaliai — naujoji žievė.

Hippocampus žievės ląstelių grupavimasis pastebimas jau 1,5 cm ilgio žmogaus embrione. 5 cm ilgio žmogaus embrione pradeda vystytis senoji žievė. Čia pastebima tada ląstelių persikėlimas iš gilesnio sluoksnio į paviršių ir jų grupavimasis žievės ląstelių sluoksniais. Be to, link senosios žievės įauga ląstelės iš uodžiamojo bumblio.

Žmogaus naujoji žievė labiausiai išsivysto. Iš pradžių smegenų pusrutulių sienelę sudaro vienas kubinių ląstelių sluoksnis. Vėliau, šioms ląstelėms greitai besidauginant, susidaro dvi zonos: viena, gilioji, esanti arčiau skilvelių ertmės, kita, paviršinė, esanti arčiau išorinio paviršiaus. 3 cm ilgio žmogaus embrione jau pastebimas ląstelių keliavimas iš giliosios zonos į paviršinę, dėl ko ir pradeda susidaryti naujajai smegenų žievei būdingi šeši žievės ląstelių sluoksniai. Šis ląstelių keliavimas iš giliosios zonos į paviršinę pirmiausia prasideda lateralinėje smegenų pusrutulių sienelėje, o 5 cm ilgio žmogaus embrione jis pastebimas jau visoje smegenų pusrutulių sienelėje.

Vietiniai atskirų smegenų žievės vietų citoarchitektonikos skirtingumai baigia vystytis po gimimo.

Besivystančių nervinių ląstelių ataugos, ateinančios į smegenų žievę iš regimojo gumburo bei kitų žievės vietų ir einančios iš smegenų žievės į kitas smegenų vietas, apsidengdamos mielininiu dangalu, sudaro baltąją smegenų žievės medžiagą.

Smegenų dangalai

Nervinį vamzdelį ir smegenų pūsleles pradžioje apsupanti mezenchima sudaro aplink jas pirminį smegenų dangalą, kuris 2 cm ilgio žmogaus embrione jau turi du sluoksnius: vidinį kiek puresnį ir išorinį nežymiai glaudesnį. Iš pirmojo paskui vystosi švelnusis smegenų dangalas (*pia mater*) ir voratinklinis smegenų dangalas (*arachnoidea*). Po pastaruoju (tarp jo ir švelniojo smegenų dangalo) lieka mezenchiminės kilmės tinklas, jungiantis arachnoidea su pia mater. Tarp šio tinklo pluoštų lieka ertmė (cavum subarachnoidale), kurią užpildo smegenų skystis (*liquor cerebrospinalis*). Smegenų skilvelių kraujagyslinių rezginių (plexus chorioidei) išskiriamas cerebrospinalinis skystis teka į cavum subarachnoidale pro angas, jungiančias jį ir ketvirtojo smegenų skilvelio ertmę. Vidurinė šių angų susidaro esant žmogaus embrionui 10 cm, o šoninės — vėliau.

Iš pirminio mezenchiminio smegenų dangalo išorinio sluoksnio išsivysto kietasis smegenų dangalas (*dura mater*).

Nugaros smegenų nervai ir jų ganglijai

Kai iš nervinės vagelės, užsidarant jos kraštams, susidaro nervinis vamzdelis, toje vietoje, kur nervinis vamzdelis atsiskiria nuo kūno paviršiaus ektodermos, išilgai nervinio vamzdelio einan-

čios pailgos ektodermos ląstelių grupės atsiskiria ir nuo nervinio vamzdelio, ir nuo likusios kūno paviršiaus ektodermos. Šios nervinio vamzdelio šonuose susiformavusios ektoderminių ląstelių grupės vadinamos g a n g l i n ė m i s p l o k š t e l ė m i s. Iš pradžių jos yra kaip ilgos juostos viena vienoje, kita — kitoje nervinio vamzdelio pusėje tarp pastarojo, kūno paviršiaus ektodermos ir mezodermos segmentų.

Vėliau ties mezodermos segmentais esančios ganglinių plokštelių dalys storėja ir sudaro nugaros smegenų nervų ganglijų užuomazgą. O tarp ganglijų likę minėtųjų plokštelių tarpai išnyksta. Dalis ganglinių plokštelių ląstelių, išsiskyrusios iš šių plokštelių, nukeliauja ventraliai ir ten sudaro vegetacinės nervų sistemos ganglijus bei smegeninę antinksčių dalį.

Iš kranialinių ganglinių plokštelių galų tuo pat būdu, kaip ir nugaros smegenų nervų ganglijai, išsivysto trišakio, veidinio, klausos ir pusiausvyros, liežuvinio ryklės ir klajoklio nervų ganglijai.

Pradžioje ganglijų užuomazgų ląstelės yra vienodos, indiferentinės, vėliau diferencijuojasi į neuroblastus ir spongioblastus.

Iš neuroblastų vystosi ganglijų nervinės ląstelės—neuronai. Nugaros smegenų ganglijuose neuronai vystosi anksčiau negu vegetaciniuose.

Nugaros smegenų ganglijų neuroblastai besivystydami pradžioje tampa bipoliariniais neuronais. Vėliau šios dvi pirminės neurono ataugos nutolsta nuo neurono, likdamos su juo sujungtos viena ilga neurono citoplazmos atauga. Tuo būdu iš pradžioje buvusių bipoliarinių neuronų vėliau išsivysto pseudounipoliariniai. Tiktai klajoklio nervo mazginio ganglijo (ganglion nodosum nervi vagi) neuronai vystydamiesi nepraeina bipoliarinio neurono stadijos. Šio ganglijo besivystančiuose neuronuose pradėjus susidaryti neurofibrilėms, neuronams pradeda išaugti po vieną nervinę ataugą, kuri toliau nuo neurono suskyla į dvi dalis—neuritą, einantį užpakaline nervo šaknele į užpakalinius nugaros smegenų ragus, ir dendritą, einantį nervu į periferiją, į audinius.

Viena spongioblastų dalis tampa s a t e l i t a i s, apsupančiais ganglijų neuronus, kita — lydi iš ganglijo į audinius einančias nervines skaidulas, pastarųjų paviršiuje sudarydama Švano ląsteles ir Švano dangalą, arba n e u r i l e m ą. Po susidariusia neurilema, nervinių skaidulų paviršiuje vystosi m i e l i n i n i s d a n g a l a s. Kiekvienas šio dangalo segmentas vystosi vienos Švano ląstelės įtakoje.

Tuo būdu nugaros smegenų nervų ganglijų neuronų dendritai sudaro jaučiamąją kiekvieno nugaros smegenų nervo dalį. Bet dar anksčiau vystosi motorinė kiekvieno nugaros smegenų nervo dalis. Šią dalį sudaro nugaros smegenų priekinių ragų motorinių neuronų neuritai, kurie kaip priekinių nugaros smegenų nervų šaknelių sudėtinė dalis ateina į nugaros smegenų nervą ir toliau juo pasiekia periferiją, raumenis. Vėliausiai į nugaros smegenų

nervo sudėtį įeina trečia šio nervo skaidulų rūšis — vegetacinės nervų sistemos motorinės skaidulos. Šios skaidulos iš vegetacinės nervų sistemos ganglijų įauga į nugaros smegenų nervus pro pilkąją jungtį. Nugaros smegenų nervai anksti įsiskverbia į jų inervuojamus organus. Pavyzdžiui, į besivystančią ranką įeina ventralinės šakos keturių apatinių kaklo ir dviejų viršutinių krūtinės srities nugaros smegenų nervų, į koją — šakos penkių juosmens ir trijų dubens srities nugaros smegenų nervų. Kai vėliau, 6 mm ilgio žmogaus embrione, galūnių išaugimo iš kūno paviršiaus vieta palyginti suplonėja, šioje vietoje į galūnes įaugantieji segmentiniai nugaros smegenų nervai susiglaudžia, sudarydami vieną kamieną. Į šiuos kamienus ateinantieji nervai sudaro peties ir juosmens rezginius (plexus brachialis, plexus lumbalis).

Šiek tiek vėliau iš nugaros smegenų nervų susidaro kaklo rezginys (plexus cervicalis). Krūtinės srities nugaros smegenų nervų ventralinės šakos sudaro tarpšonkaulinius nervus.

Galvos smegenų nervai

Galvos smegenų nervai sudaro tris nervų grupes: 1) jutimo organų nervai, 2) galvos motoriniai nervai (n. oculomotorius, n. trochlearis, n. abducens, n. hypoglossus) ir 3) žiaunų lankų nervai (n. trigeminus, n. facialis, n. vagoaccessorius).

Akies judinamasis nervas (n. oculomotorius), skridininis nervas (n. trochlearis) ir atitraukiamasis nervas (n. abducens) pasirodo jau 10 mm ilgio žmogaus embrione, išaugdami iš vidurinių smegenų ir smegenėlių pūslelių motorinių branduolių.

Paliežuvinis nervas (n. hypoglossus) vystosi susijungiant trims ar keturioms priekinėms kaklo segmentinių nervų šaknelėms. 10 mm ilgio žmogaus embriono paliežuvinis nervas įeina į liežuvio užuomazgą iš liežuvio šaknies pusės ir smulkios jo šakos eina liežuvio paviršiaus link. 23 mm ilgio žmogaus embriono minėtojo nervo skaidulos daugeliu pluoštų anastomozuojasi su liežuvinio nervo (n. lingualis) skaidulomis.

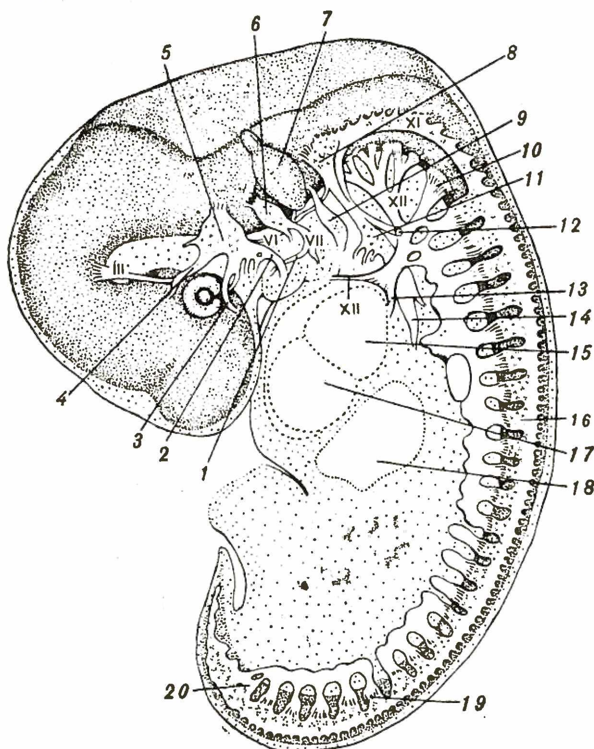
Trišakio nervo pusmėnulinis mazgas (ganglion semilunare nervi trigemini) vystosi iš ganglinių plokštelių kranialinių galų arti smegenėlių pūslelės. 5 mm ilgio žmogaus embrione jau matoma šio mazgo užuomazga. Trišakis nervas (n. trigeminus) yra pirmojo žiaunų lanko nervas, nors pirmoji jo šaka ir neturi ryšio su pirmuoju žiaunų lanku. 10 mm ilgio žmogaus embrione pusmėnulinis mazgas palyginti didelis, o trys trišakio nervo šakos dar mažai išsivysčiusios. Pirmoji jų eina dorsaliai prie akies obuolio, antroji — link viršutinio žandikaulio užuomazgos ir trečioji — link apatinio žandikaulio užuomazgos. Motoriniai trišakio nervo branduoliai vystosi rombinių smegenų sienelėje, o jaučiamieji — vidurinių ir pailgųjų smegenų pūslelių sienelėje.

Veidinio nervo (n. facialis) motorinės skaidulos atsiranda iš motorinio branduolio, išsivystančio smegenėlių pūslelės sienelėje.

Šios motorinės skaidulos įauga į veido raumenis, kurie susidaro iš antrojo žiaunų lanko mezodermos. 55 mm žmogaus embrione iš ganglinės plokštelės pradeda vystytis ganglion geniculi n. facialis.

Liežuvinio ryklės nervo (n. glossopharyngeus) motoriniai branduoliai vystosi priekinėje pailgųjų smegenų pūslelės pagrindinės plokštelės dalyje. Jo skaidulos įauga į raumenis besivystančius iš trečiojo žiaunų lanko mezodermos. 17 mm ilgio žmogaus embrione liežuvinio ryklės nervo skaidulų jau randama liežuvio užuomazgoje. Jaučiamieji minėtojo nervo mazgai vystosi iš ganglinės plokštelės.

Klajoklio nervo (n. vagus) motoriniai branduoliai išsivysto pailgųjų smegenų pūslelės pagrindinėje plokštelėje, o jaučiamieji — iš ganglinės plokštelės (43 pav.).



43 pav. Žmogaus embriono (7,5 mm ilgio) periferinių nervų vystymosi schema (M. Klara)

III, VI, VII, XI, XII — atitinkami galvos smegenų nervai; *1* — n. petrosus superficialis major et chorda tympani; *2* — n. mandibularis; *3* — n. maxillaris; *4* — n. ophthalmicus; *5* — ganglion n. trigemini; *6* — nucleus n. facialis; *7* — ausies pūslelė (vidinės ausies užuomazga); *8* — ganglion superius n. vagi; *9* — n. glossopharyngeus; *10* — pirmasis kaklo nervas; *11* — ganglion inferius n. vagi; *12* — n. accesorius; *13* — n. hypoglossus; *14* — n. vagus; *15* — prieširdis; *16* — pirmasis krūtinės nervas (n. thoracicus); *17* — širdies skilvelis; *18* — kepenys; *19* — pirmasis juosmens nervas (n. lumbalis); *20* — pirmasis kryžiaus nervas (n. sacralis)

Be pagrindinių visceralinių eferentinių klajoklio nervo skaidulų, einančių į širdį ir organus, kilusius iš pirminės žarnos kranialinės bei vidurinės dalies embrioniniame periode šis nervas duoda skaidulas į ketvirtąjį, penktąjį ir šeštąjį žiaunų lankus. Todėl embriologiškai klajoklis nervas vertinamas kaip ketvirtojo, penktojo ir šeštojo žiaunų lankų nervas. Iš jo šakų, einančių į ketvirtąjį žiaunų lanką, išsivysto viršutinis gerklų nervas (n. laryngeus superior), o iš jo šakų, einančių į šeštąjį žiaunų lanką — apatinis gerklų nervas (nervus laryngeus inferior).

Klajoklis nervas jau 7 mm ilgio žmogaus embrione pasiekia inervuojamus organus ir juose šakojasi (P. Gerkė).

Anksti susidaro klajoklio nervo anastomozės su liežuviniu ryklės nervu ir simpatiniais nervais.

Priedinis nervas (n. accessorius) vystosi kaip klajoklio nervo tęsinys kaudaliai. Jo pagrindinė dalis vystosi iš nugaros smegenų kaklo srities priekinių ragų branduolio ir inervuoja m. sternocleidomastoideus ir m. trapezius.

Vegetacinė nervų sistemos dalis

Vegetacinė nervų sistema yra vieningos nervų sistemos dalis. Kaip ir visa nervų sistema ji vystosi iš ektodermos ir drauge su visa nervų sistema.

Smegeniniai vegetacinės nervų sistemos centrai vystosi kartu su nugaros ir galvos smegenų kamienu. Periferiniai vegetacinės nervų sistemos ganglijai ir laidai vystosi iš tų pačių ganglinių plokštelių ir panašiai kaip ir nugaros smegenų ganglijai.

Vegetacinė nervų sistemos dalis daugiau fiziologiniu negu morfologiniu požiūriu skiriama į parasimpatinę ir simpatinę dalis.

Parasimpatinės nervų sistemos smegeniniai centrai vystosi kaip multipoliarinių neuronų susibūrimai. Vieni jų vystosi vidurinių ir pailgųjų smegenų kamiene, kiti — nugaros smegenų II—IV kryžinių segmentų srityje. Iš minėtosios nervų sistemos vidurinių ir pailgųjų smegenų kamiene esančių centrų išeinančios į periferiją priešganglinės nervinės skaidulos vystosi kartu su n. oculomotorius, n. facialis, n. glossopharyngeus, n. vagus, ir kaip šių nervų sudėtinė dalis eina į periferinius parasimpatinius ganglijus. Iš kryžinio parasimpatinės nervų sistemos centro išaugančios į periferiją priešganglinės nervinės skaidulos sudaro n. pelvicus.

Parasimpatinės nervų sistemos ganglijų vystymosi pradžia pastebėta 19 mm ilgio žmogaus embrione. Šių ganglijų užuomazgą sudarančios ląstelės ateina iš galvos ir nugaros smegenų nervų ganglijų užuomazgų. Šios nervų sistemos ganglijų neuronų ataugos, augdamos į periferiją, į audinius, sudaro poganglines parasimpatines skaidulas.

Simpatinės nervų sistemos smegeniniai centrai vystosi kaip nugaros smegenų pilkosios medžiagos šoninių ragų ilgi branduoliai, einantieji nuo VII kaklo iki III juosmens segmentų.

Nugaros smegenų šoninių ragų branduolių neuronų ataugos, pasiekdamos simpatinės nervų sistemos kamieninius ganglijus, kaip priešganglinės skaidulos, sudaro ryšį simpatinės nervų sistemos periferinių ganglijų su centrine nervų sistema. Dalis priešganglinių simpatinės nervų sistemos skaidulų, pasiekusios pagrindinį simpatinės nervų sistemos kamieną, pasisuka kranialiai ir gali eiti iki kaklo simpatinių ganglijų. Dalis priešganglinių skaidulų pasisuka pagrindiniu simpatinės nervų sistemos kamienu kaudaliai ir gali eiti iki juosmens simpatinių ganglijų. Vienos priešganglinės skaidulos baigiasi kamieniniuose ganglijuose, o kitos, praėjusios kamieninius ganglijus, pasibaigia prevertebraliniuose simpatiniuose ganglijuose. Pastarųjų neuronų ataugos jau eina į organus kaip užganglinės skaidulos. Dalis šių skaidulų pro pilkąją jungtį eina į nugaros smegenų nervus ir kaip šių nervų sudėtinė dalis pasiekia organus.

Ankstyvose vystymosi stadijose simpatinės nervų sistemos pagrindinių kamienų pradžią sudaro priešganglinės, iš nugaros smegenų šoninių ragų branduolių čia išaugančios, nervinės skaidulos ir aferentinės nugaros smegenų nervų skaidulos. Šios skaidulos sudaro pagrindą, kuriame vėliau vystosi simpatinės nervų sistemos ganglijai ir rezginiai.

Simpatinės nervų sistemos kamienų susidarymo pradžia pastebėta 5—6 mm ilgio žmogaus embrione. Šių kamienų ganglijų pradžią sudaro iš ganglinių plokštelių čia ateinančios ląstelės. Simpatinės nervų sistemos ganglijų užuomazgos vystosi abiejose nervinio vamzdelio pusėse dorsaliai nuo aortos užuomazgos. Dalis neuroblastų iš pagrindinių simpatinės nervų sistemos kamienų sudaro prevertebralinius simpatinius ganglijus, dalis — keliauja prie aortos, širdies, virškinimo aparato, plaučių, sudarydami ten intramuralinių (organų vidaus) ganglijų pradžią.

Simpatinėje nervų sistemoje išsivysto aplinkiniai ryšiai, jungiantieji toli vienas nuo kito esančius šios sistemos segmentus.

Žmogaus embrione, kai jo ilgis 20—55 mm, simpatinės nervų sistemos pagrindinių kamienų kranialiniai galai eina nuo kaukolės pamato iki a. subclavia, stuburo priekinio paviršiaus šonuose. Šiame kranialiniame simpatinės nervų sistemos pagrindinio kamieno gale yra tada du, trys arba keturi ganglijai.

Kaudalinis simpatinis kaklo ganglijas vystosi ne savarankiškai, bet drauge su pirmuoju viršutiniu simpatiniu krūtinės gangliju.

Dešimties milimetrų žmogaus embrione simpatinės nervų sistemos pagrindinio kamieno krūtinės, juosmens ir dubens dalys sudaro dar ištisą nervinių skaidulų su nežymiu ląstelių kiekiu juostą. 18—24 mm ilgio žmogaus embriono pagrindiniame simpatinės nervų sistemos kamiene žymiai padaugėja nervinių ląstelių kiekis, atsiranda ganglijai ir tarpganglinės skaidulos.

Visi pilvo srities prevertebraliniai rezginiai vystosi pradžioje kaip vienas rezginys, kuris tęsiasi nuo krūtinės iki dubens. Vėliau šis rezginys pasidalija į atskiras dalis. Esant žmogaus

embrionui 15 mm ilgio, į šį rezginį ateina klajoklio nervo skaidulos. Dubens rezginio išsivystymas prasideda 10 mm ilgio žmogaus embrione. Pirmiausia vystosi parasimpatinė šio rezginio dalis, o vėliau — simpatinė. 15 mm ilgio žmogaus embrione iš 27, 28 ir 29-tojo nugaros smegenų segmentų išeinančios parasimpatinių nervų skaidulos pasiekia būsimojo dubens rezginio sritį, vėliau čia prisijungia ir simpatinės skaidulos. Dubens rezginyje pradžioje ateina tik parasimpatinės nervų sistemos neuronai, lydintieji skaidulas, o vėliau čia ateina ir simpatinės nervų sistemos neuronai. 42 mm ilgio žmogaus embrione dubens rezginys jau yra susiformavęs. Iš šio pirminio rezginio vėliau vystosi antriniai visų dubens organų rezginiai su savo užganglinėmis skaidulomis.

Vegetaciniai neuronai vystosi vėliau, negu nugaros ir galvos smegenų nervų neuronai.

Periferinės nervų sistemos pagrindinių kamienų užuomazgos susiformuoja jau 10—12 mm ilgio žmogaus embrione ir pasiekia raumenų užuomazgas. Raumenyse vystosi nervų sistemos efektorinis aparatas.

Embriono organus inervuojančių nervinių skaidulų kiekis pradžioje yra palyginti didesnis. Organams didėjant, juose besivystančių nervinių skaidulų kiekis palyginti mažėja.

Dauguma nervinių galūnių susidaro embrioniniame periode. 6—7 mėn. žmogaus embrione dar nėra Meisnerio kūnelių, nors intraepitelinių nervinių skaidulų jau randama (Z. Rachmatulinas).

Vystantis jaučiamiesiems kūneliams, jų kapsulė vystosi iš mezenchimos.

Embrioninio vystymosi pradžioje pasireiškia bendra nervų sistemos reakcija į dirginimus. Tada į atsakomąją reakciją įjungiama didelė raumenų sistemos dalis.

Vėliau, išsivysčius nervams organuose, anksčiau buvę bendri nervų sistemos atsakymai į dirginimą pasikeičia vietiniais refleksais.

Nuo aštuntosios nėštumo savaitės žmogaus embrionas į dirginimus atsako judesiais. Pirmiausia tai pradeda daryti trišakio nervo antrosios ir trečiosios šakų inervuojamos odos vietos. Anksčiausiai išsivysto vietinė propriorecepcinė nervų sistemos funkcija, t. y. atsakymas į dirginimus, einančius iš paties organizmo audinių. Šiek tiek vėliau vystosi eksterorecepcinė funkcija, t. y. atsakymas į išorės dirginimus. Žmogaus embrione trečiąjį embrioninio vystymosi mėnesį pradeda pasireikšti delno ir pado refleksai. Kuo anksčiau kuris organas embrioniniame periode pradeda vykdyti savo funkciją, tuo anksčiau jame išsivysto ir pradeda veikti nervai. Pradėję vystytis raumenys labai anksti sueina į sąryšį su atitinkamais nervais ir vystosi kaip šių nervų efektorinis aparatas. Nervų sistema turi įtakos ne tik raumenų, bet ir visų kitų organizmo sistemų ir organų išsivystymui. Bet kurį organą inervuojantieji nervai užtikrina normalios jo struktūros išsilaiky-

mą. Tą parodo organų denervacija įvairiame jų vystymosi laikotarpyje (T. Grigorjeva).

Gimimo metu geriausiai būna išsivystę nerviniai aparatai, tvarkantieji kvėpavimą, žindymą, rijimą, ranka ėmimą, akies obuolio judėjimą, akies vyzdžių susitraukimą.

Po gimimo galvos smegenų didžiųjų pusrutulių žievė, apsidengus piramidinių takų nervinėms skaiduloms mielininiu dangalu, pradeda vykdyti savo kontrolės ir reguliacijos funkcijas.

Nervų sistemos vystymosi trūkumai

Žymesnieji nervų sistemos vystymosi trūkumai pasireiškia įvairių nervų sistemos dalių nepakankamu išsivystymu.

Tais atvejais, kai neužsidaro nervinio vamzdelio galvinis galas, iš pastarojo išsivystančios galvos smegenys toje vietoje taip pat lieka atviros. Toks vystymosi trūkumas vadinamas cranioschisis. Tada reikiamai neišsivysto ir galvos smegenys. Toks trūkumas, kai galvos smegenys beveik visai nesivysto, vadinamas anencephalia.

Kartais galvos smegenys lieka labai mažos — microcephalia.

Retkarčiais, vystantis galvos smegenims, jų skilveliuose susirenka per daug smegenų skysčio, nes sutrinka santykis tarp šio skysčio gamybos ir jo nutekėjimo galimumų. Tokiais atvejais galvos smegenų skilvelius išplečia skysčio perteklius. Susidaro hydrocephalia. Retais atvejais, kai hidrocefalija neryški ir neprogresuoja, embriono kaukolė atitinkamai išsiplečia, nes kaulų siūlės dar nesuaugusios, ir smegenys nesuspaudžiami. Bet dažnai skysčio perteklius spaudžia smegenis, ir jos dėl to nukenčia.

Kartais pro besivystančių kaukolės kaulų tarpus išsiveržia į paodį augančių smegenų dalis ir sudaro smegenų išvaržą — encephalocele.

Kai besivystančio stuburo slankstelių lankai vienoje ar kitoje vietoje iš dorsalinės pusės lieka atviri ir toje vietoje neuždengia nugaros smegenų, toks trūkumas vadinamas spina bifida occulta. Jei į tokių slankstelių lankų spragą išsiveržia nugaros smegenų dangalai (kaip cerebrospinalinio skysčio pripildytas maišelis, išvarža), toks atvejis vadinamas spina bifida cum meningocele. Jeigu į tokią nugaros smegenų dangalų išvaržą dar įeina ir nugaros smegenų išvarža, susidaro spina bifida cum myelomeningocele.

Kai kada pro slankstelių lankų spragas kyšo dar neužsidariusi nervinė vagelė, iš kurios nesusidarė net nervinis vamzdelis. Tokia būklė vadinama spina bifida cum myeloschisis.

Kartais nugaros smegenyse gali susidaryti dermoidai, t. y. odos audinių masės. Matomai, retkarčiais, nervinei vagelei atsiskiriant nuo odos ektodermos, pastarosios ląstelių patenka į nervinės vagelės audinį.

Pagaliau kartais gali likti ne visai išsivysčiusi galvos smegenų arba smegenėlių žievė.

JUTIMO ORGANŲ VYSTYMASIS

Uoslės bei regėjimo organai vystosi iš ektodermos ir yra susiję su galvos smegenų pūslelių vystymusi. Pirminės periferinės receptorinės jų ląstelės vystosi kaip nervinės ląstelės. Klausos, skonio, o dalinai ir lietimo organų pirminės periferinės receptorinės ląstelės vystosi kaip ektoderminės epitelinės ląstelės, o nervinės skaidulos sueina su jomis į kontaktą.

Uoslės organas

Didėjant galvos smegenų pūslelėms, susidarius pirminės burnos daubai, ties priekinių smegenų pūslelės priekinio galo šonais ir ventraliai trečiosios embrioninio vystymosi savaitės pradžioje susidaro du kūno paviršiaus ektodermos sustorėjimai, tartum ovaliniai laukeliai, vadinami uoslės plokštelėmis. Vėliau, ties priekinių smegenų pūslelės priekiniu galu augant mezenchimai ir ją dengiančiai ektodermai, susidaro ant pirminės burnos daubos užlinkstantis iškyšulys, vadinamas kaktine atauga. Pastaroji didėdama apsupa uoslės plokšteles ir suskyla į tris ataugas: tarp uoslės plokštelių įsiterpia vidurinė nosies atauga, o uoslės plokštelių šonuose susidaro dvi šoninės nosies ataugos (54 pav.). Tada uoslės plokštelės vis giliau įdumba tarp susidarančių nosies ataugų, sudarydamas uoslės duobeles — pirminių nosies ertmių pradžią. Šios pirminės nosies ertmės atviros į burnos duobę. Tik truputį vėliau nosies ertmė atsiskiria nuo burnos ertmės, išsivystant gomuriui.

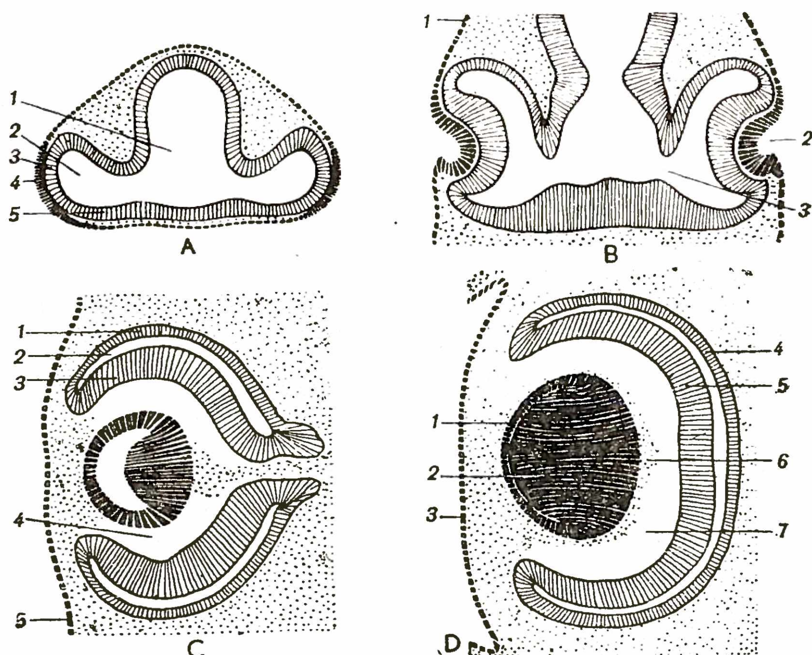
Susidarant uoslės duobelėms, jų dugne iš ten nuslinkusių uoslės plokštelių ektodermos vystosi uodžiamasis epitelis. Iš dalies šio epitelio ektoderminių ląstelių susidaro uodžiamosios nervinės ląstelės, o tarp jų likusios ektoderminės ląstelės lieka kaip paraminės ląstelės. Uodžiamųjų ląstelių išorinė trumpa dendritinė atauga pasibaigia epitelio paviršiuje, o vidinė neuritinė atauga, kaip uodžiamasis siūlas (filum olfactorium), praeina pro nosies kapsulės dorsalinę sienelę, pasiekia uodžiamąjį bumblį ir, sueidama į kontaktą su jo neuronais, jame pasibaigia. Uodžiamojo bumbiio neuronų ataugos uodžiamuoju taku (tractus olfactorius) eina į smegenų žievę. Uodžiamojo epitelio diferenciacijos pradžia pirminių nosies ertmių viršutinėse dalyse pastebėta 2 cm ilgio žmogaus embrione. 2,5 cm ilgio žmogaus embrione iš besivystančių galvos smegenų didžiųjų pusrutulių ventralinės sienelės pradeda išaugti uodžiamieji bumbliai. Uoslės jutimas išsivysto aštuntąjį mėnesį.

Akis

Trijų savaičių žmogaus embriono nervinės vagelės galvinio galo šonuose susidaro dvi ventraliai ir į šonus įdumbančios duobelės — akių duobelės. Tuo laiku žmogaus embrionas turi

septynis mezodermos segmentus. Vėliau, 10 mezodermos segmentų turinčiame žmogaus embrione šios akių duobelės gilėja, sudarydamos akių pūslelių pradžią.

Dvidešimt du—dvidešimt penkis mezodermos segmentus turinčio žmogaus embriono akių pūslelės savo viršūnėmis artėja prie embriono kūno paviršių dengiančios ektodermos. Akių pūslelės

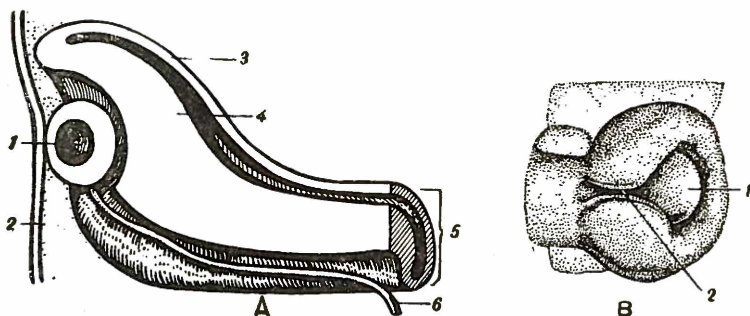


44 pav. Akies vystymosi schema (M. Klara)

A — akių pūslelių ir lęšio plokštelių susidarymas: *1* — diencephalon; *2* — akies pūslelės ertmė; *3* — akies pūslelės viršūnė; *4* — lęšio plokštelė; *5* — akies pūslelės kojytė; *B* — akies taurelės susidarymas iš akies pūslelės: *1* — ektoderma; *2* — lęšio duobelė; *3* — akies taurelės stiebelis; *C* — akies taurelės išilginis piūvis: *1* — išorinis akies taurelės lapelis; *2* — akies pūslelės ertmės liekanos; *3* — vidinis akies taurelės lapelis; *4* — stiklakūnis; *5* — ektoderma; *D* — vėlesnė akies vystymosi stadija: *1* — lęšio priekinis epitelis; *2* — lęšio prizmės; *3* — ragenos užuomazga; *4* — pigmentinis epitelis; *5* — tinklainė; *6* — tunica vasculosa lentis; *7* — stiklakūnis

auga iš priekinių smegenų pūslelės į šonus per šią smegenų pūslelę supančią mezenchimą. Ties akių pūslelių viršūne esančioje kūno paviršiuje ektodermoje šioje vystymosi stadijoje pradeda susidaryti sustorėjusios apskritos plokštelės — akių lęšio užuomazgos (44 pav.). Nuo priekinių smegenų pūslelės link kūno paviršiaus išaugusi akies pūslelė lieka susijungusi su priekinių smegenų pūslele akies pūslelės kojyte, kurioje vėliau vystosi regimasis nervas (n. opticus). Šioje vystymosi stadijoje akies pūslelės ertmė per kojytės ertmę tiesiog pereina į priekinių smegenų pūslelės ertmę.

Penkių milimetrų ilgio žmogaus embriono lęšio užuomazga pradeda įlinkti kaip duobelė link akies pūslelės viršūnės, o pastaroji ties lęšio užuomazga pradeda įlinkti į akies pūslelės vidų. Lęšio užuomazga, įlinkdama gilyn po ektoderma, 20 mm ilgio žmogaus embrione užsidaro savo kraštais, sudarydama l ę š i o p ū s l e l ę, ir atsiskiria nuo kūno paviršiaus ektodermos. Tuo pat metu akies pūslelės viršūnė, vis gilyn įlinkdama į akies pūslelės vidų, priartėja prie akies pūslelės dugno. Tada akies pūslelės ertmė išnyksta, o iš akies pūslelės susidaro a k i e s t a u r e l ė dvigubomis sienelėmis. Į pastarosios vidų nugrimzta lęšio pūslelė.



45 pav. Akies taurelės ir jos embroninio plyšio vystymasis (M. Klara)
A — 7 mm ilgio žmogaus embriono akies taurelės sagitalinio piūvio schema: *1* — lęšio pūslelė; *2* — ektoderma; *3* — išorinis akies taurelės lapelis; *4* — vidinis akies taurelės lapelis; *5* — akies taurelės stiebelis; *6* — akies taurelės embrioniniu plyšiu link lęšio einanti a. hyaloidea; *B* — 12,5 mm ilgio žmogaus embriono akies taurelės schema iš lateralinės ir ventralinės pusės: *1* — lęšis; *2* — embrioninis akies plyšys

Susidarant iš akies pūslelės akies taurelei, pastarosios ir jos kojytės apatinėje pusėje susidaro gilus plyšys — e m b r i o n i n i s a k i e s u ž u o m a z g o s p l y š y s (45 pav.). Vėliau jis nyksta ir 1,5 cm ilgio žmogaus embrione jau visai baigia išnykti. Minėtasis plyšys kartais lieka daugiau ar mažiau neužsidaręs, tada lieka ir didesni ar mažesni akies išsivystymo trūkumai: plyšys, vadinamas koloboma, vien rainelėje arba rainelėje ir krumplyne (corpus ciliare), o kartais ir tinklainėje.

Vėliau iš akies taurelės vidinio lapelio vystosi tinklainė, iš išorinio — pigmentinis epitelis, o iš akies taurelės kojytės — regimasis nervas (n. opticus). Iš akies taurelę supančios mezenchimos vystosi gyslainė, odena ir ragena, išskyrus ragenos išorinį epitelį, kuris susidaro iš ektodermos.

Pigmentinis epitelis pradžioje darosi aukštas prizminis ir jo branduoliai išsidėsto 2—3 eilėmis, bet greitai jis vėl tampa žemu prizminiu, branduoliai persitvarko viena eile, ir šeštąją savaitę šio epitelio ląstelių citoplazmoje pradeda atsirasti pigmento grūdų. Be pigmentinio epitelio, iš šio išorinio akies taurelės lapelio išsivysto dar ir vyzdį siaurinantis (m. sphincter pupillae) ir išple-

čiantis (m. dilatator pupillae) raumenys. Pirmasis jų pradeda vystytis 14-tą embrioninio vystymosi savaitę, o antrasis — tarp 24 ir 30 savaičių. Vadinasi, šie abu raumenys yra ektoderminės kilmės. Vyzdį siaurinantis raumuo vystosi taip, kad rainelės pigmentinio epitelio ląstelės, esančios arti vyzdinio rainelės krašto, tuo metu greičiau dauginasi. Dėl to dalis šių ląstelių išeina iš pigmentinio epitelio sluoksnio į poepitelinę rainelės mezenchimą. Čia šios ląstelės ilgėja, jose atsiranda miofibrilių ir jos tampa lygiojo vyzdį siaurinančio raumens skaidulomis, kurios lieka be ryšio su pigmentiniu epiteliu. Kitaip iš pigmentinio epitelio vystosi vyzdį išplečiantis raumuo. Čia jau tos pačios ląstelės prie tinklainės esąs galas lieka kaip epitelinė pigmentinė ląstelė, o prie rainelės mezenchimos esąs tos pat ląstelės galas ilgėja kaip šeiva ir tampa raumens skaidula, kuri tačiau lieka surišta su pigmentinio epitelio ląstele.

Iš vidinio akies taurelės lapelio vystosi tinklainė. Daugėjant ląstelėms, šiame lapelyje greit susidaro priekinė, arčiau akies taurelės kraštų esanti, plonesnė ciliarinė dalis ir užpakalinė storesnė optinė dalis. Tinklainės vystymasis prasideda iš akies taurelės dugno ir eina link jos kraštų. Juo labiau diferencijuojasi tinklainės ląstelės, juo labiau lėtėja jų dauginimasis. Riba tarp optinės ir ciliarinės tinklainės dalių iš pradžių susidaro arti ragenos kraštų, vėliau ji vis labiau tolsta į užpakalį.

Būsimosios optinės tinklainės dalies ląstelėms besidauginant, jau penktąją nėštumo savaitę ši dalis tampa daugiaeile. Branduoliai koncentruojasi išorinėje jos zonoje, o vidinė zona lieka be branduolių. Tuo pat metu išorinės branduoliuotos zonos ląstelės pradeda išeiti į vidinę bebranduolę zoną. Septintąją nėštumo savaitę šios ląstelės jau sudaro antrąjį besivystančios tinklainės ląstelių sluoksnį, kurį nuo pirmojo išorinio ląstelių sluoksnio skiria siaura bebranduolė zona. Trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje iš šio antrojo besivystančios tinklainės ląstelių sluoksnio vėl išeina ląstelės į vidinę dar bebranduolę besivystančios tinklainės zoną ir sudaro čia jau trečiąjį, vidinį, besivystančios tinklainės ląstelių sluoksnį. Tuo būdu tinklainės ląstelių trijų sluoksnių susidarymo kryptis yra iš tinklainės išorės link jos vidaus. Šių sluoksnių ląstelių diferenciacijos kryptis atvirkščia: anksčiausiai diferencijuojasi, t. y. prisitaiko atlikti savo funkcijas, vidinis tinklainės ganglinių ląstelių sluoksnis, vėliau — vidurinis jos bipoliarinių ląstelių sluoksnis ir vėliausiai — išorinis lazdelių ir kolbelių ląstelių sluoksnis.

Iš vidinių akies taurelės lapelio ląstelių išsivysto taip pat tinklainės neuroglinės ląstelės.

Aštuntojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje tinklainė jau gali priimti šviesos dirgiklius. Lazdelės ir kolbelės galutinai išsivysto tik trečiąjį mėnesį po gimimo. Naujagimis tegali atskirti šviesą nuo tamsos. Praėjus trims mėnesiams po gimimo ir išsivysčius lazdelėms bei kolbelėms ir regimojo nervo skaidulas

apdengus mielininiam dangalui, naujagimis jau mato daiktų vaizdus. Spalvų matymas išsivysto žymiai vėliau.

Rainelinė ir krumplyninė tinklainės dalys iš pradžių siauros ir sudarytos iš kelių eilių ląstelių. Vėliau, besivystant krumplynui ir rainelei, šios tinklainės dalys platėja ir yra sudarytos iš vieno prizminių ląstelių sluoksnio.

Į susidarančią tarp vidinio akies taurelės lapelio ir lęšio ertmę pro embrioninį akies taurelės ir jos kojytės plyšį įauga a. ophthalmica šaka — a. centralis retinae. Šios arterijos šaka, einanti per minėtąją ertmę prie lęšio, vadinama a. hyaloidea. Po to embrioninis akies taurelės plyšys užsidaro. Tarp vidinio akies taurelės lapelio ir lęšio besivystančioje ertmėje vystosi stiklakūnis. Pastarojo susidaryme dalyvauja pro jį prie lęšio einanti a. hyaloidea, iš vidinio akies taurelės lapelio besivystanti tinklainė ir krumplynas. Iš tinklainės, ypač iš jos krumplyninės dalies, vystantis stiklakūniui ir kartu krumplyno dirželiams (zonula ciliaris), vystosi plonų siūlelių tinklai, sudarantieji stiklakūnio skaidulų tinklą ir krumplyno dirželių skaidulas. Šios skaidulos iš karto atsiribojusios nuo ląstelių paviršiaus, todėl, kaip kad mano H. Bėnigas, jų negalima laikyti ląstelių ataugomis. Jos sudaro ląsteles į krūvą jungiančios tarpląstelinės medžiagos tęsinį. Tarp šių stiklakūnio skaidulų esančio skysčio vystymesi dalyvauja ir a. hyaloidea lydintis jungiamasis audinys bei žymiai daugiau šiuo metu besivystantis krumplynas.

A. hyaloidea galiniai išsišakojimai aplink besivystantį lęšį drauge su juos lydinčiu jungiamuoju audiniu sudaro aplink lęšį jungiamojo audinio su kraujagyslėmis dangalą — tunica vasculosa lentis. Priekiniame lęšio paviršiuje ties vyzdžiu esanti tunica vasculosa lentis dalis vadinama membrana pupillaris lentis, kuri išnyksta devintąjį embrioninio vystymosi mėnesį.

Iš krumplyno ir tinklainės pusės besivystąs stiklakūnis apsupa iš visų pusių per stiklakūnį prie lęšio einančią a. hyaloidea. Tada ši arterija su ją supančiu jungiamuoju audiniu siauru pluoštu eina prie lęšio. Šio pluošto užimtas stiklakūnyje kanalas vadinasi canalis hyaloideus.

Devintąjį embrioninio vystymosi mėnesį a. hyaloidea ir tunica vasculosa lentis pamažu išnyksta ir jų vietą užpildo stiklakūnis. Nykstant tunica vasculosa lentis ir membrana pupillaris, susidaro priekinė ir užpakalinė akies kameros.

Iš ektoderminės lęšio pūslelės toliau vystantis lęšiui, lęšio pūslelės epitelis, anksčiau buvęs daugiaeiliu, tampa vienaeiliu. Šio epitelio išoriniame paviršiuje anksti pradeda susidaryti lęšio kapsulė, kuri pamažu storėja. Lęšis vystosi apsuptas tunica vasculosa lentis. Priekinis lęšio pūslelės epitelis lieka vienasluoksnis kubinis. Lęšio pūslelės užpakalinio epitelio ląstelės labai ilgėja lęšio pūslelės ertmės link, ją užpildo, pasiekia priekinį lęšio pūslelės epitelį, sudarydamos lęšio prizmes. Vėliau lęšis didėja per savo pusiaują, kur priekinis kubinis lęšio pūslelės epitelis pereina į lęšio prizmes. Čia, lęšio pusiaujo srityje, kraštinės priekinio lęšio epitelio

kubinės ląstelės dauginasi ir iš jų vystosi vis naujos lęšio prizmės, nustumdamos anksčiau iš užpakalinio lęšio pūslelės epitelio išsivysčiusias lęšio prizmes į lęšio centrą.

Regimasis nervas (n. opticus) vystosi tuo būdu, kad vidinio tinklainės neuronų sluoksnio neuritai įauga į akies taurelės kojytę ir kaip jos sudėtinė dalis auga iki galvos smegenų. Tik palyginti mažas galvos smegenų neuronų ataugų skaičius šio nervo sudėtyje auga priešinga kryptimi — į tinklainę. Iš akies taurelės kojytės ląstelių išsivysto neuroglija, kuri pasiskirsto tarp regimojo nervo skaidulų ir jo paviršiuje. Iš akies taurelės kojytę supančios mezenchimos išsivysto regimojo nervo dangalai.

Vokų užuomazgos atsiranda antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį kaip odos raukšlės. Pirmiausia susidaro viršutinė odos raukšlė, kaip viršutinio voko užuomazga, o vėliau — ir apatinė. Abu vokai augdami priartėja vienas prie kito ir trečiąjį nėštumo mėnesį savo laisvais kraštais sulimpa. Iš vokų kraštų epitelio susidaro tarsalinių liaukų užuomazgos, nepriklausomai nuo plaukų ir kitų odos liaukų užuomazgų. Iš sulipusių vokų kraštų epitelio vystosi blakstienos (cilia) kartu su prie jų esančiomis riebalų ir prakaito liaukomis.

Penktąjį embrioninio vystymosi mėnesį sulipę vokų kraštai, suragėjant sulipusiam epiteliui ir čia išsiskiriant liaukų sekretui, pradeda atsipalaiduoti vienas nuo kito. Bet tik aštuntąjį mėnesį baigia visiškai atsidaryti plyšys tarp vokų. Ašarų liauka vystosi iš viršutinio junginės skliauto šoninės dalies epitelio susidarančių į poepitelinį jungiamąjį audinį išaugų. Ašarų maišeliai ir ašarų nutekėjimo į nosį kanalai (ductus nasolacrimalis) vystosi suaugant šoninėms nosies ataugoms su viršutinio žandikaulio ataugomis (žr. veido vystymąsi) iš šio suaugimo vagos ektoderminio epitelio.

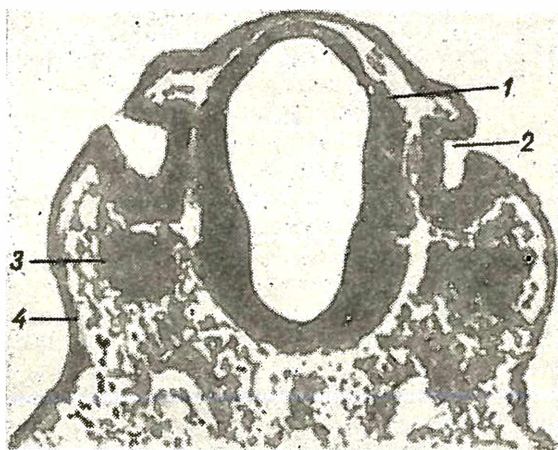
Akys vystymosi pradžioje būna nukreiptos į galvos šonus. Tik vėliau, vystantis galvos smegenims ir veidui, jos pasisuka į priekį.

Ausis, kaip klausos ir pusiausvyros organas

Vidinė, vidurinė ir išorinė ausis vystosi iš atskirų užuomazgų. Anksčiausia pradeda vystytis vidinė ausis. 10 mezodermos segmentų turinčiame žmogaus embrione ties užpakalinių smegenų pūslelės šonais kūno paviršiaus ektoderma sustorėja apskritais laukeliais. Šie ektodermos sustorėjimai vadinami ausies plokštelėmis. Vėliau ausies plokštelė įlinksta užpakalinių smegenų pūslelės link, sudarydama ausies duobelę (46 pav.). Pastaroji gilėdama sudaro ausies pūslelę, kuri, esant žmogaus embrionui 3,6 mm ilgio, atsiskiria nuo kūno paviršiaus ektodermos ir nugrimzta į mezenchimą tarp kūno paviršiaus ektodermos ir užpakalinių smegenų pūslelės (47 pav.).

Susidariusi ausies pūslelė yra medialiai ir į priekį nuo tos ganglinės plokštelės dalies, iš kurios vystosi bendra klausos ir veidinio nervų (n. acusticus et n. facialis) ganglijų užuomazga. Iš šios

bendros užuomazgos vystosi ganglion nervi acustici ir ganglion geniculi nervi facialis. Greitai pastarasis atsiskiria nuo pirmojo. Bendras pradžioje klausos ganglijas greitai pasidalija į prieangio nervo gangliją (ganglion nervi vestibularis) ir sraigės nervo gangliją (ganglion nervi cochlearis). Šių abiejų ganglijų bipoliarinių neuronų dendritinės ataugos, išaugdamos kaip nervinės



46 pav. 3,2 mm ilgio žmogaus embriono galvos skerspiūvis. Ausies duobelių vystymasis (P. Gerkė)

1 — rhombencephalon; 2 — ausies duobelė; 3 — ganglion nervi statoacustici; 4 — kūno paviršiaus ektoderma

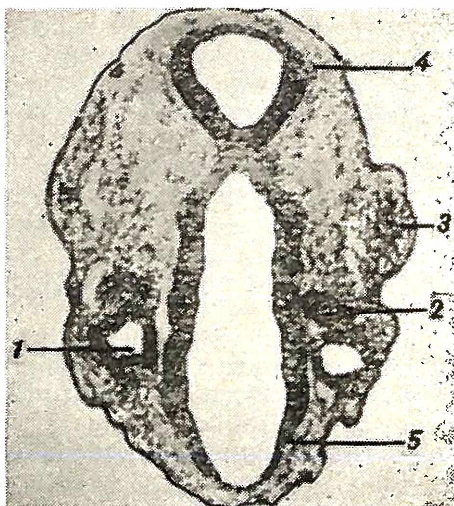
skaidulos, pasiekia besivystančią ausies pūslelę ir sueina į kontaktą su jos epitelinėmis ląstelėmis. Šios nervinės skaidulos turi įtakos tolesniam ausies pūslelės vystymuisi.

Iš tos ausies pūslelės vietos, kuria ji atsiskyrė nuo ektodermos, išauga ilga kišenės formos išauga, sudaranti endolimfinį lataką (ductus endolymphaticus). Ausies pūslelės viršutinė dalis praplatėja, o apatinė — lieka siaura. Iš viršutinės ausies pūslelės dalies susidaro skilvelio (utriculus) ir trijų pusratinių kanalų (canales semicirculares) užuomazgos, iš apatinės — maišelio (sacculus) ir sraigės (cochlea) užuomazgos (48 pav.). Pusratinių kanalų užuomazgos susidaro kaip ausies pūslelės sienelės raukšlės. Vėliau ties tokios raukšlės viduriu jos sienelės sulimpa ir išnyksta, o pasilikę raukšlės kraštai sudaro pusratinį kanalą, kuris savo galais atsiveria į skilvelį. Išsivysto horizontalinis, viršutinis (sagitalinis) ir užpakalinis (frontalinis) pusratiniai kanalai.

Iš apatinės ausies pūslelės dalies vystantis maišeliui ir sraigei, pastarosios užuomazga ilgėja, plonėja, susisuka spiraliai ir tuo būdu sudaro sraigės lataką (ductus cochlearis). Vėliau tarp maišelio ir sraigės latako susidaro susiaurėjęs jungiantis kanalas (canalis reuniens). Ties endolimfinio latako išėjimo vieta išsivysto

susiaurėjęs latakas, jungiantis skilvelį su maišeliu (ductus utriculo-saccularis).

Skilvelio ir maišelio ektoderminiame epitelyje išsivysto dėmės (maculae), o pusratinių kanalų galinių išsiplėtimų, vadinamų ampulėmis, ektoderminiame epitelyje — skiauterės (cristae ampullares). Išsivystant dėmėms ir skiauterėms, pradžioje buvęs vienasluoksnis kubinis epitelis vėliau tose vietose sustorėja, tampa daugiaeiliu, jo ląstelės pasiskirsto į jaučiamąsias ir paramines. Prie jaučiamųjų ląstelių ateina prieangio, pusiausvyrą reguliuojančio, nervo nervinės skaidulos ir savo galiniais išsišakojimais sueina į kontaktą su šiomis jaučiamosiomis ląstelėmis.



47 pav. 3,6 mm ilgio žmogaus embriono galvos piūvis. Ausies pūslelių vystymasis (P. Gerkė)

1 — ausies pūslelė; 2 — ganglion nervi statoacustici; 3 — ganglion nervi trigemini; 4 — mesencephalon; 5 — pailgosios smegenys

Sraigės kanalą išklojančiame ektoderminiame epitelyje vystosi klausos jutimo organas, vadinamas spiraliniu organu (Korti). Vystantis šiam organui, iš pradžių epitelis čia būna vienasluoksnis, o vėliau tampa dvieiliu. Epitelio ląstelės pasiskirsto į klausos jaučiamąsias ir paramines. Paraminės ląstelės siekia ir epitelio pamatinį, ir viršutinį paviršių, o jaučiamosios lieka tarp paraminių, nesiekdamos pamatinio epitelio paviršiaus.



48 pav. Išorinės, vidurinės ir vidinės ausies vystymosi schema (M. Klara)

1 — išorinės ausies landos užuomazga; 2 — būsimosios išorinės ausies landos tęsinys; 3 — būgnelio užuomazga; 4 — būsimosios būgnelio ertmės vieta; 5 — būgnelio ertmė; 6 — būsimosios būgnelio ertmės sienelės vieta; 7 — sraigės užuomazga

Dėmės, skiauterės ir spiralinis organas gerai pastebimi 3 cm ilgio žmogaus embrione, o 25 cm ilgio žmogaus embrione šie dariniai jau gerai išsivystę.

Trijų—penkių centimetrų ilgio žmogaus embriono vidinės ausies plėvinį labirintą supančioje mezenchimoje pradeda vystytis kremzlė, sudaranti kaulinio labirinto pradžią. 5 cm ilgio žmogaus embriono sraigės kanalą supančioje kremzlėje išilgai šio kanalo ir žemiau jo vystosi būgno laiptas (scala tympani). Panašiu būdu 10 cm ilgio žmogaus embrione išilgai sraigės kanalo (ductus cochlearis) ir viršuje jo pradeda vystytis prieangio laiptas (scala vestibuli). Sraigės kanalo viršūnėje prieangio laiptas jungiasi su būgno laiptu. Sraigės kanalas lieka atskirtas nuo prieangio laipto prieangine plėve, o nuo būgno laipto — plėvine sraigtine plokštele (lamina spiralis membranacea). Iš sraigės kanalo epitelinių ląstelių, gulinčių ant plėvinės sraigtinės plokštelės, vystosi Kortijaus organas.

Skilvelį, maišelį ir pusratinius kanalus supančiame mezenchiminiame audinyje vystosi kaulinės ertmės, sudarančios kaulinį labirintą. Išsivystančias aplink plėvinį labirintą kaulinio labirinto visas ertmes užpildo audinių skystis, vadinamas perilimfa. Plėvinio labirinto vidų užpildo endolimfa.

Vidurinė ausis vystosi iš pirmosios entoderminės žiaunų kišenės, iš kurios dugno, jam praplatėjant, susidaro būgninė ertmė (cavum tympani), o iš likusios, arčiau ryklės esančios šios kišenės susiaurėjusios dalies atsiranda klausomasis vamzdis (tuba auditiva).

Embrioninio vystymosi pabaigoje būgninės ertmės gleivinė sustorėja, persisunkia skysčiu ir dėl to ertmė laikinai išnyksta. Tuoj po gimimo šios ertmės epitelis vėl plonėja, tampa vienasluoksniu žemu, ir pati ertmė vėl tampa laisva.

Vidurinės ausies klausos kauleliai vystosi iš pirmojo ir antrojo žiaunų lankų dorsalinių galų. Anksčiausia nuo jų atsiskiria maži kremzlės gabalėliai, iš kurių vystosi abiejų ausų priekalai (incus). Šiek tiek vėliau nuo tų pat dorsalinių laisvų pirmojo žiaunų lanko galų atsiskiria kremzlinės užuomazgos, iš kurių vystosi abiejų ausų plaktukai (malleus). Iš antrojo žiaunų lanko dorsalinių galų vystosi kilpos (stapes). Medialinis kilpos kraštas pasiekia plėvinio vidinės ausies labirinto lateralinę sienelę ir įeina į joje besivystantį prieangio ovalinį langą (fenestra ovalis vestibuli). Besivystanti plaktuko atauga, vadinama rankena (manubrium mallei), įauga į būgnelį tarp jo entodermos ir ektodermos sluoksnių. Besivystanti iš pirmosios entoderminės žiaunų kišenės būgninė ertmė išsiplėsdama savo entoderminiu epiteliu apsupa klausos kaulelius ir prie jų ateinančius raumenis taip, kad išsivystę klausos kauleliai lieka įsikišę į būgninę ertmę ir padengti iš šios ertmės pusės entoderminiu šios ertmės epiteliu.

Iš mezodermos, supančios pirmąjį ir antrąjį žiaunų lankus, vystosi vidinės ausies raumenys: būgnelį įtempiantis raumuo (mus-

culus tensor tympani) ir ovalinio lango membraną įtempiantis raumuo (musculus tensor fenestrae ovalis).

Iš membranos, skiriančios pirmąją entoderminę žiaunų kišenę nuo pirmosios ektoderminės žiaunų kišenės, vystosi būgnelis (membrana tympani).

Iš pirmosios ektoderminės žiaunų kišenės vystosi išorinė ausies landa. Besivystančios išorinės ausies landos greitai besidauginantis epitelis laikinai užpildo vidurinę landos ertmės dalį. Embrioninio vystymosi pabaigoje šis epitelis nyksta ir išorinė ausies landa vėl atsidaro.

Iš išorinės ausies landos išorinę angą apsupančios odos išsivysto ausies kaušelis. Pradžioje jo užuomazgą sudaro kelios odos raukšlės, kurios vėliau susijungdamos ir sudaro ausies kaušelį.

Skonio organas

Skonio jutimo organo vystymasis susijęs su liežuvio išsivystymu, kurio speneliuose atsiranda skonio svogūnėliai.

Liežuvio speneliai, tai yra grybiniai speneliai (papillae fungiformes), pyliminiai speneliai (papillae vallatae) ir lapiniai speneliai (papillae foliatae), kurių paviršiaus epitelyje vystosi skonio svogūnėliai, pradeda vystytis anksčiau, negu siūliniai speneliai (papillae filiformes), kurių paviršiaus epitelyje skonio svogūnėlių nebūna. Liežuvio speneliai ir jų paviršiaus epitelyje skonio svogūnėliai vystosi veikiami nervinių skaidulų, kurios šių spenelių vystymosi pradžioje įauga į epitelį. Kaip tai vyksta: pirmiausia į liežuvio epitelį būsimų spenelių srityje įauga nervinės skaidulos, kurių galinių išsišakojimų srityje vėliau pradeda vystytis epitelyje skonio svogūnėliai ir spenelių užuomazgos.

Grybiniai speneliai pradeda vystytis maždaug 2 cm ilgio žmogaus embrione. Jų vystymosi vietoje, veikiant į liežuvio epitelį įaugusioms chorda tympani nervinėms skaiduloms, vystosi skonio svogūnėliai. Tada šiose vietose greičiau augdamas poepitelinis jungiamasis audinys iškelia į liežuvio paviršių epitelį; taip susidaro grybo formos speneliai — grybiniai speneliai. Vėliau, po gimimo, daugelyje šių spenelių skonio svogūnėliai nyksta; išlieka tik liežuvio smaigalio ir jo kraštų grybiniuose speneliuose.

Šiek tiek vėliau negu grybiniai speneliai pradeda vystytis pyliminiai speneliai. Jų vietoje pirmiausia įaugančių į epitelį n. glossopharyngeus skaidulų įtakoje vystosi epitelyje skonio svogūnėliai. Besivystant pastariesiems, būsimųjų spenelių vietoje pradeda greičiau augti poepitelinis jungiamasis audinys ir dėl to speneliai iškyla į liežuvio paviršių. Nuo besivystančio spenelio kraštų aplink patį spenelį epitelis kaip žiedas auga gilyn į poepitelinį jungiamąjį audinį. Ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį šiame epiteliniame žiede atsiranda plyšys, iš kurio susidaro aplink spenelį epiteliu išklota vaga. Tuo pat metu iš spenelį supančios besivystančios vagos dugno dar gilyn į jungiamąjį audinį įauga epiteliniai

pumpurai,iš kurių vystosi serozinės liaukos. Išsivysčius aplink pyliminius spenelius vagoms, jas išklojančiame epitelyje vystosi skonio svogūnėliai, kurie čia pasilieka ir po gimimo. Pyliminių spenelių viršūnes dengiančiame epitelyje išsivystę skonio svogūnėliai išnyksta dar prieš gimimą.

Besivystant lapiniams speneliams, ties būsimais jų kraštais liežuvio paviršiaus epitelio ruožai auga gilyn į poepitelinį jungiamąjį audinį. Į šiuos epitelinius ruožus įauga n. glossopharyngeus šakelės. Vėliau iš šių epitelinių ruožų vystosi tarp spenelių vagos, o jas išklojančiame epitelyje — skonio svogūnėliai.

Skonio svogūnėliai vystosi ne vien liežuvio speneliuose, bet visur, kur į epitelį įauga n. glossopharyngeus, n. facialis ar n. vagus skonio jutimo skaidulos. Todėl embrioniniame periode skonio svogūnėlius galima rasti ne tik liežuvio, bet ir ryklės bei antgerklio (epiglotis) ryklinio paviršiaus epitelyje. Labiausiai išsivysčiusi skonio svogūnėlių sistema būna gimimo metu ir pirmaisias mėnesiais po gimimo.

Naujagimiui skonio jutimo organas yra svarbiausias, nes per jį kontroliuojamas pagrindinis kontaktas su aplinka — mityba. Todėl naujagimio skonio jutimo organas jau taip išsivystęs, kad skiria saldų, sūrų, rūgštų ir kartų skonį ir į jį reaguoja.

Lietimo organas

Lietimo funkciją atlieka odos paviršius. Lietimo receptoriai odoje yra kaip jaučiamieji kūneliai. Į odą anksti embrioniniame vystymosi periode įauga jaučiamosios nervinės skaidulos, kurios pasibaigia įvairios formos jaučiamosiomis galūnėmis ir jaučiamaisiais kūneliais odos epitelyje bei poepiteliniuose odos sluoksniuose.

Anksčiausiai nervinės galūnės įauga į lūpų odą, vėliau į rankų ir kojų pirštų galų odą. Po to vyksta galvos odos inervacija, vėliau — kaklo, krūtinės odos, dar vėliau — rankų ir kojų odos, vėliausiai — nugaros ir pilvo odos inervacija.

Lūpų ir pirštų galų oda inervuojama anksčiausiai, ryšium su žindimo funkcijos išsivystymu.

Trisdešimties savaičių žmogaus embriono rankos rodomojo piršto gale besivystą Meisnerio kūneliai savo struktūra jau panašūs į suaugusio žmogaus šiuos kūnelius, o kojų pirštuose jie dar mažiau išsivystę. Trisdešimt trečiąją embrioninio vystymosi savaitę rankų pirštų Meisnerio kūnelius pradeda apdengti kapsulė.

ODOS VYSTYMASIS

Odos epidermis vystosi iš ektodermos, o derma ir hipoderma — iš mezenchimos.

Epidermį pradžioje sudaro vienas kubinių ląstelių sluoksnis. 5 mm ilgio žmogaus embriono epidermyje pradeda susidaryti du ląstelių sluoksniai: paviršinis plokščių ląstelių ir gilusis kubinių

ląstelių. Gilusis sluoksnis yra pradžia epidermio germinatyvinio sluoksnio. Šio sluoksnio ląstelėms nuolat besidauginant, vyksta tolesnis epidermio vystymasis. Paviršinės plokščios ląstelės suplokštėdamos nyksta, o vietoj jų iš germinatyvinio sluoksnio susidaro naujos paviršinės plokščios ląstelės.

Žmogaus embriono, kurio ilgis 15—20 cm, odos epidermis tampa daugiasluoksniu. Tada epidermyje jau galima atskirti tris sluoksnius: gilųjį germinatyvinį (augimo sluoksnį), virš jo grūdėtąjį ir paviršinį ragėjantį. Ragėjančios ląstelės atkrinta nuo epidermio paviršiaus ir drauge su odos riebalų liaukų sekretu sudaro embriono odos paviršiuje lyg tepalo sluoksnį (vernix caseosa).

Odos epidermio germinatyvinio sluoksnio bazinėse prizminėse ląstelėse išsivysto pigmentas melaninas, kuris pasiskirsto grūdais šių ląstelių citoplazmoje. Pigmento susidarymas dar galutinai neišaiškintas, tačiau jau aišku, kad iš tirozino ir fenilalanino susidaro dihidroksifenilalaninas, iš kurio jau pasigamina melaninas. Pigmento susidarymo reakcijose dalyvauja fermentai, kurių suaktyvėjimui turi įtakos šviesa. Visų žmonių, nežiūrint vėlesnės jų odos spalvos, naujagimių odos epidermyje nėra pigmento, oda šviesi. Odos epidermyje pigmentas atsiranda tik po gimimo. Be to, ir baltaodžių, ir geltonodžių, ir juodaodžių žmonių pigmentas susidaro tik bazinėse prizminėse odos epidermio ląstelėse. Odos spalva priklauso vien nuo pigmento kiekio. Visi kiti epidermio sluoksniai visų odos spalvų žmonių yra vienodi, be pigmento. Odos epidermio pigmentas saugo ją nuo ultravioletinių spindulių pertekliaus. Todėl to paties žmogaus oda, gaunanti daugiau saulės spindulių, per trumpą laiką tamsėja. Evoliucijos eigoje, gyvenant žmonėms skirtingose saulės spindulių kiekio atžvilgiu geografinėse sąlygose, odos spalvos pasikeitimas šviesos įtakoje įsitvirtino, liko paveldimu; taip susidarė žmonių odos spalvos skirtumai.

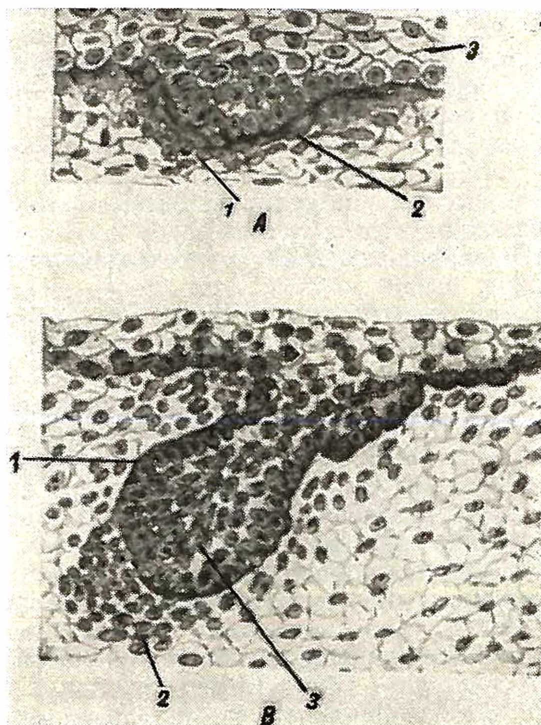
Derma pradžioje sudaryta vien iš mezenchiminių ląstelių ir tarp jų esančio audinių skysčio. 3—4 cm ilgio žmogaus embriono dermoje jau atsiranda plonos jungiamojo audinio skaidulos. 5—10 cm ilgio žmogaus embrione, dermos mezenchimai sudarant spenelių formos iškyšulius į epidermį, pradeda susidaryti dermos spenelinis sluoksnis.

Tuo pat laiku pradeda vystytis hipoderma, kurioje susidaro mezenchiminių ląstelių grupės ir šių ląstelių citoplazmoje pradeda kauptis riebalai.

Drauge su oda vystosi ir odos priedai, būtent plaukai, riebalų, prakaito ir pieno liaukos, nagai. Visi šie odos priedai susidaro iš ektodermos.

Plaukų vystymasis prasideda 5—10 cm ilgio žmogaus embrione. Šiuo embrioninio vystymosi laikotarpiu būsimųjų plaukų vietose susidaro pumpuro formos epidermio sustorėjimai, nes čia greičiau

dauginasi epidermio ląstelės (49 pav.). Vėliau šios epiderminės plaukų užuomazgos ilgėja, palinksta kampu, įaugdamos į poepiderminę mezenchimą. Į įaugančią ektoderminę plaukų užuomazgą po ja esanti mezenchima reaguoja taip, kad ties šios užuomazgos viršūne susidaro greičiau besidauginančių mezenchimos ląstelių

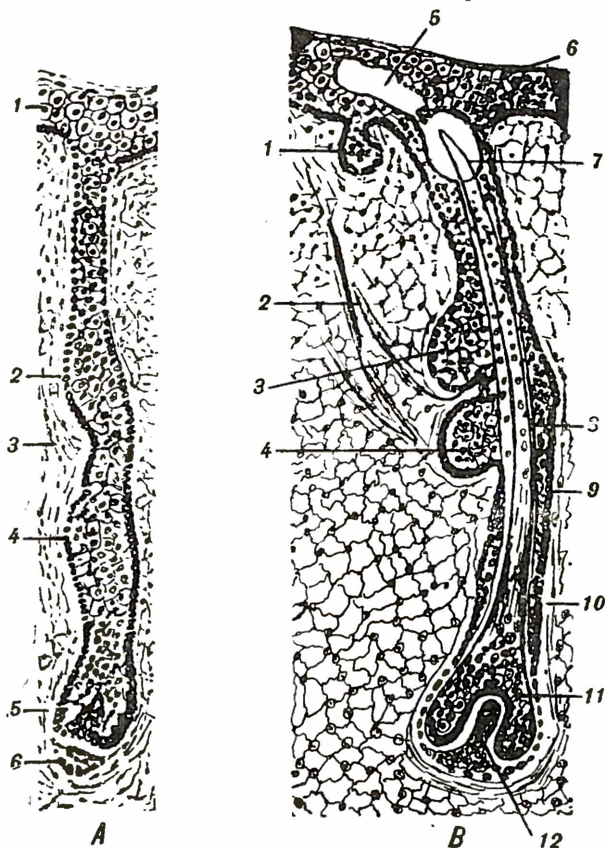


49 pav. Plauko vystymosi ankstyvosios stadijos (H. Bėnigas)

A — pradinė plauko vystymosi stadija: *1* — plauko spenelio užuomazga; *2* — plauko ektoderminė užuomazga; *3* — odos paviršiaus epidermis; *B* — vėlesnė plauko vystymosi stadija: *1* — išorinės plauko makšties užuomazgos ląstelės; *2* — plauko spenelio užuomazgos ląstelės; *3* — plauko užuomazgos ląstelės

tankesnis mazgelis. Tai plauko spenelio pradžia. Tada toliau augantis ektoderminės plauko užuomazgos galas, išsiplėsdamas aplink plauko spenelio užuomazgą, tartum gaubtuvas apsupa pastarąją, sudarydamas plauko bumblį. Buvusios ektoderminės plauko užuomazgos viršūnės epidermis dabar įlinksta į šios užuomazgos vidų ir lieka ties plauko spenelio viršūne. Šio įlinkusio epidermio centrinės ląstelės nuolat toliau dauginasi. Naujai pasigaminusios ląstelės, stumiamos nuo plauko spenelio viršūnės gilyn į ektoderminės plauko užuomazgos vidų, ilgėja, ragėja ir sudaro plau-

ką (50 pav.). Ties plauko spenelio viršūne įlinkusios pakraštinės epidermio ląstelės sudaro vidinę plauko makštį, kuri nesiekia išorinio odos paviršiaus. Iš likusios ektoderminės plauko užuomazgos,



50 pav. Penkių mėnesių žmogaus embriono odos piūviai. Plauko vystymasis (H. Bėnigas)

A — ankstesnė vystymosi stadija: *1* — odos epidermis; *2* — odos riebalinės liaukos užuomazga; *3* — m. arrector pili užuomazga; *4* — plauko užuomazgos audinys; *5* — plauko svogūnėlis; *6* — plauko spenelis; *B* — vėlesnė vystymosi stadija: *1* — nauja plauko užuomazga greta jau gerokai išsivysčiusio plauko; *2* — m. arrector pili užuomazga; *3, 4* — odos riebalinės liaukos užuomazga; *5* — epidermyje susidarantis kanalas, pro kurį į odos paviršių išauga plaukas; *6* — odos epidermis; *7* — plauko viršūnė; 8 — vidinė plauko makštis; *9* — išorinė plauko makštis; *10* — plauko maišelis; *11* — plauko svogūnėlis; *12* — plauko spenelis

neapsupančios plauko spenelio, vystosi išorinė plauko makštis ir odos riebalų liaukos. Išorinė plauko makštis lydi plauką iki išorinio odos paviršiaus. Ji sudaro odos epidermio tęsinį.

Iš plauko spenelio viršūnę dengiančio epidermio išaugantis plaukas lenda per ektoderminę plauko užuomazgą link odos paviršiaus. Pasiekęs odos paviršiaus epidermį, plaukas savo viršūne

palinksta į šį epidermį. Tada ties plauko viršūne esančios epidermio ląstelės nyksta ir atsitiesusi plauko viršūnė išeina į laisvą išorinį odos paviršių, kuriame plaukas toliau ilgėja.

Aplink besivystančią plauko šaknį odos mezenchima sutankėdama sudaro plauko maišelį.

Pirmosios plaukų užuomazgos, kaip sustorėję epidermio pumpurai, atsiranda 10—12 žmogaus embriono vystymosi savaitę antakių ir kaktos srityje. 14 savaitę atsiranda plaukų užuomazgos lūpų srityje, penktąjį embrioninio vystymosi mėnesį — liemens odoje, septintąjį — rankų ir kojų odoje. Plaukų pasikeitimas prasideda 6—7 embrioninio vystymosi mėnesį lūpų srityje.

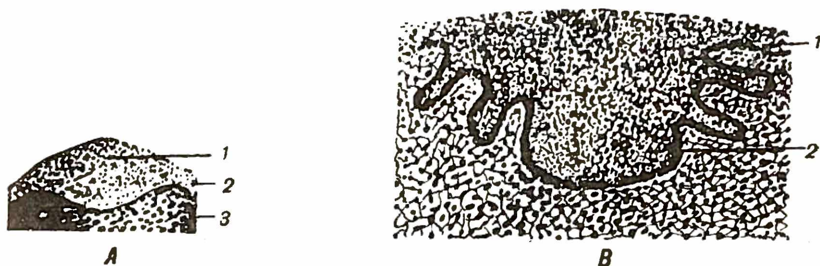
Pirmieji plaukai išsivysto visame kūno paviršiuje kaip gyvaplaukiai (*lanugo*). Po gimimo vietoj jų vystosi tikrieji storesni plaukai, kurie išauga iš naujai susidarančių plaukų užuomazgų.

Odos riebalų liaukos vystosi iš ektoderminių išorinių plaukų makščių užuomazgų. Penktąjį žmogaus embriono vystymosi mėnesį šių makščių epitelis išlinksta tartum kišenė į mezenchimą supančią išorinę plauko makštį. Šios išorinės plauko makšties epitelinės kišenės sudaro odos riebalų liaukų užuomazgą. Vėliau liaukos pakraščiu epitelinės ląstelės nuolat dauginasi, o į liaukos vidų nustumiamos ląstelės riebališkai degeneruoja, suyra ir tampa riebalų liaukų sekretu, kuris iš liaukos išeina į odos paviršių pro tarpą tarp išorinės plauko makšties ir plauko paviršiaus.

Prakaito liaukos pradeda vystytis 10—13 cm ilgio žmogaus embrione. Tada iš odos epidermio germinatyvinio sluoksnio susidaro epiteliniai pumpurai, kurie ilgėja vis gilyn į poepiderminę odos mezenchimą. Vėliau šių ilgų kompaktiškų epiderminių prakaito liaukų užuomazgų galai dermoje susisuka į kamuolėlį. Ši į kamuolėlį susisukusi liaukos dalis vėliau sudaro sekrecinę liaukos dalį, o nuo šio kamuolėlio į odos paviršių einanti liaukos dalis vėliau sudaro liaukos išvedamąjį lataką. Šios pradžioje kompaktiškos, be spindžio, liaukos užuomazgos viduryje vėliau ląstelės nyksta; atsiranda liaukos spindis. Prakaito liaukos pradeda vykdyti savo funkciją tik po gimimo.

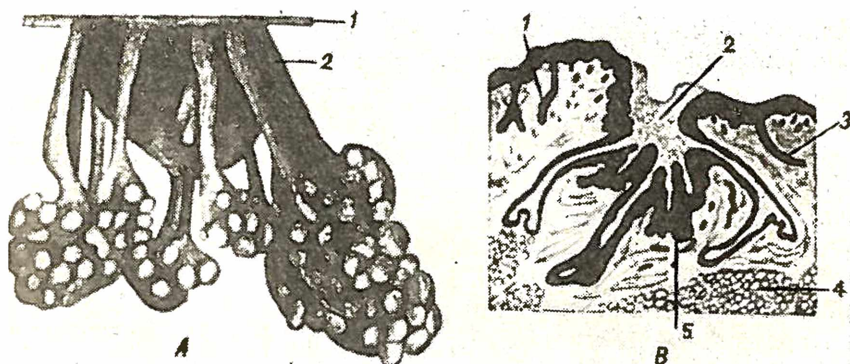
Pieno liaukų užuomazga atsiranda 10 mm ilgio žmogaus embrione. Tada embriono ventralinio paviršiaus abiejuose šonuose susidaro po vieną siaurą sustorėjusio epidermio juostą, vadinamą pienine juosta (arba pienine linija), kuri eina nuo rankos užuomazgos pradžios, būsimosios pažasties, iki kojos užuomazgos pradžios, būsimosios kirkšnies. Šioje pieninėje juostoje greitai atsirandantieji sustorėję mazgeliai sudaro jau atskirų pieno liaukų užuomazgas. Kai kurių žinduolių po keletą pieno liaukų vystosi išilgai visos pieninės juostos (kiaulės). Kai kurių pieno liaukos vystosi tik kaudaliniame pieninės juostos gale (kumelės, karvės). Žmogaus pieno liaukos vystosi tik galviniame pieno juostos gale. Kartais, vystantis žmogaus embrionui, be daugiau ar mažiau normaliai išsivysčiusios pieno liaukos, aukščiau arba žemiau jos pieninėje juostoje susidaro ir priedinių pieno liaukų daugiau ar ma-

žiau išsivysčiusios užuomazgos. Paprastai žmogui iš abiejų pieninių juostų vystosi tik po vieną pieno liauką. 2 cm ilgio žmogaus embriono pieninių juostų kaudaliniai du trečdaliai išnyksta. Pasilikusiuose kranialiniuose abiejų pieninių juostų galuose susidaro po vieną pieno liaukos užuomazgą — kaip epiderminį sustorėjusį pumpurą (51 pav.). Iš šio pumpuro penktąjį embrioninio vystymosi



51 pav. Žmogaus pieno liaukos vystymosi pradinių stadijų schema (H. Benigas)

A — ankščiausioji vystymosi stadija: *1* — epidermio ląstelių mazgelis, sudarantis pieno liaukos užuomazgos pradžią; *2* — epidermis; *3* — odos poepiderminis embrioninis jungiamasis audinys; *B* — vėlesnė vystymosi stadija: *1* — epidermis; *2* — jau pradėjusi šakotis epiderminė pieno liaukos užuomazga



52 pav. Žmogaus pieno liaukos tolesnio vystymosi schema (H. Benigas)

A — 40 cm ilgio žmogaus embriono epitelinė pieno liaukos užuomazga: *1* — epidermis; *2* — pieno liaukos latakų užuomazgos; *B* — 8 mėnesių žmogaus embriono (vyriškosios lyties) pieno liaukos piūvis: *1*, *3* — glandula areolaris užuomazga; *2* — pradinės pieno liaukos užuomazgos ląstelės; *4* — poodinis riebalinis audinys; *5* — pieno liaukos latakų užuomazgos

mėnesį išauga nuo 16 iki 24 kompaktiškų epitelinių išaugų, kurios auga gilyn į poepiderminę mezenchimą (52 pav.). Šios išaugos sudaro pieno liaukų latakų ir skilčių pradžią. Aštuntąjį žmogaus embriono vystymosi mėnesį šiose epitelinėse išaugose atsiranda spindžiai ir jos tampa latakais. Vėliau šie pagrindiniai pieno liaukos latakai šakojasi. Pradinis pieno liaukos užuomazgos epiderminis pumpuras suragėja ir išnyksta. Vietoj jo

atsiranda duobelė, į kurią atsiveria pieno liaukos 8—12 pagrindinių latakų. Embrioninio vystymosi pabaigoje, o kartais tik po gimimo pieno liaukos latakų atsidarymo vieta iškyla odos paviršiuje kaip spenelis. Kai kada spenelis neišsivysto.

Toliau pieno liaukos vystosi jau po gimimo. Iki gimimo abiejų lyčių pieno liaukos išsivysto vienodai. Prieš gimimą, veikiant placentos hormonams, pieno liaukos greičiau vystosi. Nuo trečios dienos iki septintos, o kartais iki mėnesio po gimimo abiejų lyčių naujagimių pieno liaukos, veikiamos tų pačių hormonų, kurie skatina motinos pieno liaukos funkciją, gamina panašų į pieną skystį. Vėliau, naujagimiui atsipalaidavus nuo šios hormonų įtakos, pieno liaukų sekrecija nutrūksta.

Iki lytinio brendimo abiejų lyčių vaikų pieno liaukos sudarytos tik iš išsišakojusių pagrindinių išvedamųjų latakų. Vyro pieno liaukos visą amžių lieka tokioje išsivystymo stadijoje. Moters pieno liaukų išvedamieji latakai, prasidedant lytiniam brendimui, toliau šakodamiesi auga. Taip jiems besišakojant, iš kiekvieno pagrindinio latako išsivysto pieno liaukos skiltis. Skiltyse ir tarp jų aplink latakus daugėja jungiamojo audinio, kurio ląstelėse vietomis susikrauna riebalų. Tada pieno liauka pradeda vis labiau iškilti odos paviršiuje. Su mėnesinių ciklu išvedamųjų latakėlių galuose pradeda vystytis alveolės. Lytiškai subrendusios moters lytinių ciklų metu pieno liaukos taip pat cikliškai kinta. Lytinio ciklo pabaigoje prieš mėnesines labiau išsiplečia liaukų kraujagyslės, padaugėja liaukos alveolių. Po mėnesinių liaukų kitimas vėl aprimsta ir alveolių kiekis sumažėja.

Galutinį išsivystymą pieno liaukos pasiekia tik nėštumo pabaigoje. Nuo antrojo nėštumo mėnesio pieno liaukų išvedamieji latakai pradeda toliau šakotis ir jų galuose daugėja alveolių. Tarp 7 ir 8 nėštumo mėnesio pieno liaukos pradeda išskirti nėštumo meto pieną, vadinamą colostrum. Apie trečiąją dieną po gimdymo colostrum sekrecija pasikeičia pieno sekrecija.

Nagai pradeda vystytis trečiąjį embrioninio vystymosi mėnesį. Būsimojo nago srityje iš storėjančio epidermio susidaro n a g o l a u k e l i s, kaip pirminio nago guolis. Aplink didėjantį nago laukelį proksimaliai ir iš šonų susidaro odos raukšlė, vadinama n a g o k r a n t e l i u. Proksimalinis nago laukelio galas, palįsdamas po nago kranteliu, sudaro nago šaknį. Ją supanti nago krantelio raukšlė sudaro nago matrix, iš kurios išauga nago plokštelė. Augdama iš nago matrix, nago plokštelė (nagas) slenka pirmyn nago guoliu ir su juo susiriša, suragėjant paviršinėms nago guolio ląstelėms. Nago plokštelė iki piršto galo išauga tik embrioninio vystymosi pabaigoje.

ENTODERMINĖS KILMĖS ORGANŲ VYSTYMASIS

Kai žmogaus gemalas dar blastocistos stadijoje, į blastocistos vidų atkreiptame embrioblasto šone dalis embrioblasto ląstelių išsidėsto vienu sluoksniu ir taip sudaro entodermos pradžią. Ši entoderma drauge su virš jos esančia iš likusio embrioblasto išsivystančio amniono ektoderma sudaro gemalinį skydą. Tada visos entodermos ląstelės yra vienodos, plokščios. Vėliau, po gemaliniu skydu susidarant mezoblaste trynio maišo ertmei, entoderma įaugdama iškloja šią ertmę. Dar vėliau, formuojantis embriono kūnui, iš prie gemalinio skydo esančios trynio maišo dalies vystosi pirminė žarna. Pirminė žarna vis siaurėjančiu trynio lataku (ductus omphaloentericus) dar ilgai būna sujungta su likusiu trynio maišu. Entodermą tada sudaro dvi dalys: intraembrioninė, išklojanti pirminę žarną, ir ekstraembrioninė, išklojanti trynio maišą. Tolesnėje embrioninio vystymosi eigoje, nykstant trynio maišui ir trynio latakui, nyksta ir ekstraembrioninė entoderma. Iš intraembrioninės entodermos išsivysto virškinimo aparato bei jo liaukų epitelis, kvėpavimo aparatas bei jo liaukų epitelis ir dalies urogenitalinio aparato epitelis. Šių organų sistemų poepiteliniai audiniai išsivysto iš mezenchimos.

Pradžioje entodermos ląstelės vienodos, vėliau, įeidamos į įvairių besivystančių organų sudėtį, prisitaikydamos šių organų funkcijai, įvairiuose organuose įgauna nevienodą struktūrą.

VIRŠKINAMŲJŲ ORGANŲ SISTEMOS VYSTYMASIS

Veidas ir burna

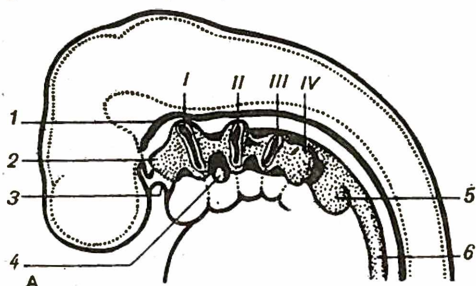
Tik susidariusios pirminės žarnos kranialinį galą dengia r y k l i n ė m e m b r a n a, kurią sudaro du ląstelių sluoksniai: iš išorės — embriono kūno paviršiaus ektoderma ir iš pirminės žarnos vidaus pusės — šios žarnos entoderma. Iš galvinio nervinio vamzdelio galo vystantis smegenų pūslelėms, embriono galvinis galas greitai didėja ir tada ties ryklės membrana galviniame embriono gale ir ventraliai susidaro toliau vis gilėjanti duobė — p i r m i n ė b u r n a (*stomodaeum*), išklota ektoderma (53 pav.). Šioje duobėje prie ryklės membranos iš pirminės burnos ektodermos susidaro epitelinė kišenė, kuri, besiskverbdama gilyn į mezenchimą dorsaliai link tarpinių smegenų pūslelės, sudaro hipofizio priekinės, liaukinės, dalies pradžią.

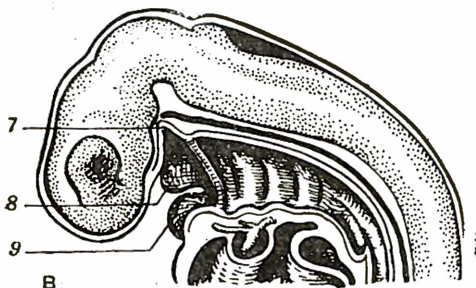
Ryklės membrana dorsalinėje pirminės burnos pusėje yra ties ta vieta, kur yra priekinis nugaros stygos galas.

Trečiąją nėštumo savaitę ryklės membranoje pradeda atsirasti angos ir ji pamažu išnyksta. Tada pirminė burna tiesiog pereina į pirminę žarną. Vėliau išsivysčiusioje burnoje ryklės membranos vietos žymių nelieka. Bet yra pagrindo manyti, kad ši vieta yra užpakaliniame arcus glossopalatinus krašte, kur baigiasi

n. trigemini inervuojama sritis ir prasideda n. glossopharyngei inervuojama sritis. A. Knorė mano, kad ši vieta yra ties pačiais dantimis.

Didėjant smegenų pūslelėms, galvinis embriono galas užlinksta ant pirminės burnos duobės, sudarydamas vadinamąją k a k t i n ę a t a u g ą (54 pav.). Pastarosios viršūnės šonuose susidaro sustorėjusio ektoderminio epitelio uoslės plokštelės. Kaktinė atauga toliau auga aplink šias plokšteles, pasidalydama į tarp uoslės plokštelių įaugančią v i d u r i n ę n o s i e s a t a u g ą ir uoslės plokštelių šonuose augančias š o n i n e s n o s i e s a t a u g a s. Uoslės plokštelėse tarp šių nosies ataugų tada atsiranda gilios vagos, sudarydamos pradžią nosies ertmių, kurios lieka atviros į pirminę burną.



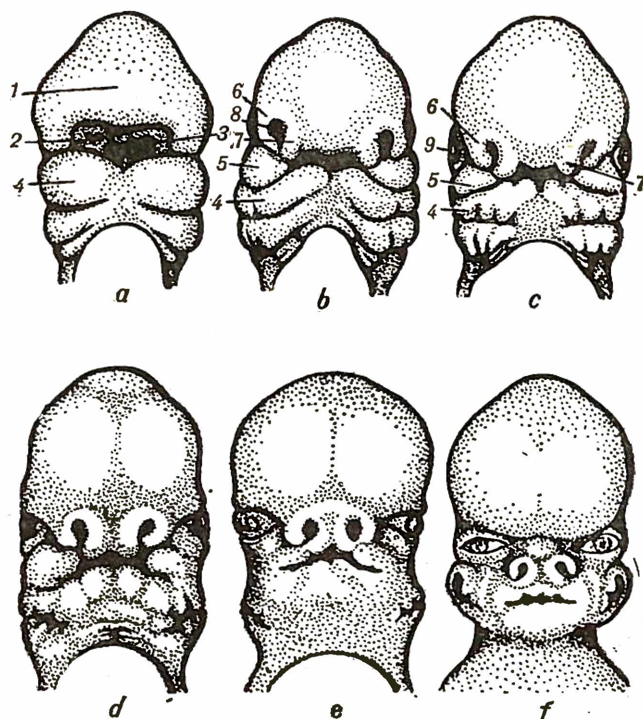


53 pav. Keturių savaičių žmogaus embriono galvinis virškinamojo trakto galas su žiaunų kišenėmis

A — vaizdas iš išorės; *B* — iš vidaus: *I*, *II*, *III*, *IV* — žiaunų kišenės (M. Klara); *1* — nugaros styga; *2* — pirminės žarnos galas prie ryklės membranos; *3* — pirminės burnos (stomodaeum) dugnas; *4* — skydliaukės užuomazga; 5 — kvėpavimo aparato užuomazga; *6* — stemplė; *7* — hipofizio priekinės ir tarpinės dalių užuomazga; *8* — viršutinio žandikaulio užuomazga; *9* — apatinio žandikaulio užuomazga

Pirminės žarnos galvinio galo šonuose pirminės burnos susidarymo metu vystosi ž i a u n ų k i š e n ė s ir ž i a u n ų l a n k a i. Pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje skersai pirminės žarnos galvinio galo iš abiejų pusių susidaro po keturis pailgus ektodermos įlinkimus. Šie įlinkimai eina link pirminės žarnos ir vadinami išorinėmis ektoderminėmis žiaunų kišenėmis. Ties šiomis kišenėmis iš pirminės žarnos galvinio galo entoderminio epitelio, taip pat abiejuose pirminės žarnos galvinio galo šonuose susidaro po keturias vidines entodermines žiaunų kišenes. Yra nurodymų (A. Knorė), kad pirminės žarnos galvinio galo epitelis kilęs iš ektodermos. Nurodoma, kad gastruliacijos metu, susidarius trumpam laikui ties pirminio mazgo pirmine duobe angai per visus gemalinius lapelius (canalis neurentericus), šios angos kraštuose visi gemaliniai lapeliai susiliečia. Tada dalis ektodermos įlinksta pro šią angą ir pereina į entodermą, sudarydama čia priešchordinę ektoderminę plokštelę. Iš šios plokštelės, įėjusios į entodermos sluoksnį, esą vystosi pirminės žarnos galvinio galo

epitelis. Šiuo požiūriu iš pirminės žarnos galvinio galo išsivystantis ryklės, stemplės, ir kvėpavimo aparato epitelis, esąs ektoderminės kilmės. Todėl, augdamas audinių kultūrose (K. Chlopinas), šis epitelis turi odos ektodermінio epitelio požymių. Tačiau lig šiol dauguma autorių visos pirminės žarnos epitelį dar tebelaiko entoderminiu. Tarp ektoderminės žiaunų kišenės dugno ir



54 pav. Žmogaus veido vystymasis (M. Klara)

a — 4 savaičių žmogaus embrionas 3,5 mm ilgio; *b* — 5 savaičių žmogaus embrionas 6,5 mm ilgio; *c* — 5,5 savaičių žmogaus embrionas 9 mm ilgio; *d* — 6 savaičių žmogaus embrionas 12 mm ilgio; *e* — 7 savaičių žmogaus embrionas 19 mm ilgio; *f* — 8 savaičių žmogaus embrionas 28 mm ilgio (embriono ilgis duotas nuo viršugalvio iki uodegėlės): *1* — kaktinė atauga; *2* — ryklės membrana; *3* — pirminė burnos dauba; *4* — pirmasis žiaunų lankas; *5* — viršutinio žandikaulio atauga; *6* — šoninė nosies atauga; *7* — vidurinė nosies atauga; *8* — nosies ertmės užuomazga; *9* — akis

atitinkamos entoderminės žiaunų kišenės dugno lieka tik plona šių kišenių ertmes skirianti plėvelė (membrana obturans). Žiaunų kišenių tarpuose likę šoninių embriono kūno sienelių lankai vadinami žiaunų lankais. Pirmasis jų yra kranialiai nuo pirmosios žiaunų kišenės, o penktasis — kaudaliai nuo ketvirtosios.

Pirmasis žiaunų lankas apriboja pirminę burną iš kaudalinės pusės. Iš šio žiaunų lanko dorsalinių galų link pirminės burnos

daubos šonų iškylančios kaip iškyšuliai viršutinio žandikaulio ataugos apriboja pirminę burną iš šonų. Iš kranialinės pusės ją apriboja vidurinė ir šoninės nosies ataugos ir tarp jų esančios į pirminę burną atdaros pirminės nosies daubos. Pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje pirminės burnos šonuose besivystančios akys ir ausys yra burnos aukštumoje. 7 mm ilgio žmogaus embrione tarp šoninių nosies ataugų ir viršutinio žandikaulio ataugų atsiranda gilios nosinės ašarų vagos *(sulci nasolacrimales)*, kurių krantams vėliau užsidarant susidaro nosiniai ašarų latakai *(ductus nasolacrimales)*.

Iš vidurinės nosies ataugos išsivysto nosies pertvara, noragas (vomer), vidurinė viršutinio žandikaulio dalis (os incisivum) ir viršutinės lūpos dalis.

Iš šoninių nosies ataugų išsivysto nosies šoninės dalys, nosikaulis (os nasale), ašarikaulis (os lacrimale).

Iš viršutinio žandikaulio ataugų išsivysto skruostakaulis (os zygomaticum), viršutinis žandikaulis, viršutinė lūpa ir ties ja esančių skruostų šoninės dalys.

Iš pirmojo žiaunų lanko išsivysto apatinis žandikaulis.

Besivystantys žandikauliai pradeda iškilti lankų pavidalu į pirminę burną. Šeštąją embrioninio vystymosi savaitę tarp pirminės burnos angos kraštų ir į pirminę burną pradėjusių iškilti žandikaulių lankų pradeda įsiterpti pirminės burnos epitelio greičiau auganti plokštelė — labiogingivalinė plokštelė, kuri greitai tampa vaga — labiogingivaline vaga.

Ši vaga gilėja ir sudaro burnos prieangį. Vystantis burnos prieangiui, iš pirminės burnos angos kraštų drauge vystosi lūpos.

Pirminės burnos anga iš pradžių labai plati. Vėliau, suaugus lūpų kraštams ir tuo būdu susidarius skruostų pradžiai, ji siaurėja.

Antrąjį nėštumo mėnesį greitai auga viršutinis žandikaulis ir nosis, o apatinis žandikaulis dar lieka mažas; smakro dar nėra.

Pradžioje burnos anga ir nosis plačios, akys nukreiptos į galvos šonus. Vėliau nosis ir burnos anga siaurėja ir akys, artėdamos prie siaurėjančios nosies, pasisuka į priekį. Naujagimio nosis trumpa, buka, plati. Iš tokios indiferentinės nosies formos tik po gimimo išsivysto įvairios žmonių nosies formos.

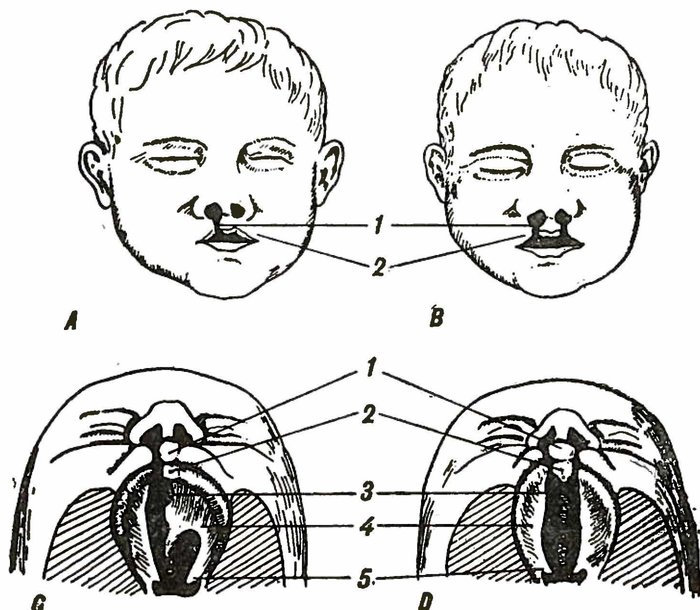
Iš viršutinio žandikaulio ataugų išaugančios kaip raukšlės gomurinės ataugos, susijungdamos vidurinėje sagitalinėje linijoje, sudaro gomurį, kuris atskiria nosies ertmes nuo burnos ertmės. Gomurinėms ataugoms nesusijungus, burnos ertmė lieka daugiau ar mažiau atsivėrusi į nosies ertmes (vilko ryklė) (55 pav.).

Viršutinio žandikaulio vystymosi metu vienoje ar abiejose pusėse nesusijungus iš vidurinės nosies ataugos besivystančiai vidurinei viršutinio žandikaulio ir viršutinės lūpos daliai su iš viršutinio žandikaulio ataugų besivystančiomis šoninėmis viršutinio žandikaulio ir viršutinės lūpos dalimis, lieka plyšys tarp vi-

durinės ir šoninių viršutinės lūpos ir viršutinio žandikaulio dalių (kiškio lūpa).

Liežuvis pradeda vystytis besivystančios burnos ertmės dugne ir į burnos ertmę tada jau atviro galvinio pirminės žarnos galo ventralinėje sienelėje ties žiaunų lankais.

Pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje ties pirmojo žiaunų lanko ventraline dalimi, greičiau augant jungiamajam



55 pav. Lūpų ir gomurio vystymosi trūkumai (B. Petenas)

A — vienos pusės kiškio lūpa; *B* — abiejų pusių kiškio lūpa: *1* — vidurinė nosies atauga; *2* — viršutinio žandikaulio atauga; *C* — vienos pusės vilko ryklė; *D* — abiejų pusių vilko ryklė: *1* — viršutinės lūpos vidurys; *2* — iš vidurinės nosies ataugos išsivystanti vidurinė viršutinio žandikaulio dalis; *3* — nosies pertvara; *4* — gomurinės raukšlės; *5* — uvula

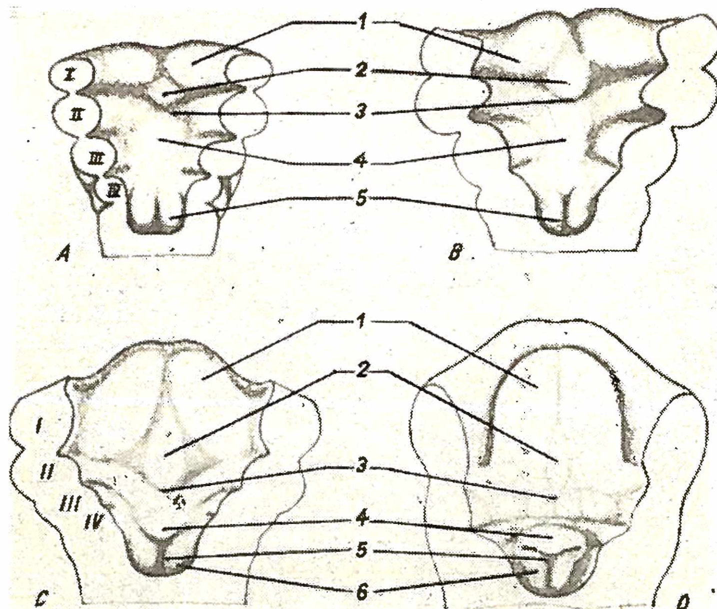
audiniui, pradeda iškilti į burnos ertmę vidurinis liežuvio gumburėlis — tuberculum linguale medium seu impar (56 pav.) Tuoj paskui jį, jo šonuose, taip pat ties pirmojo žiaunų lanko ventraline dalimi pradeda augti du šoniniai liežuvio gumburėliai — tubercula lingualia lateralia.

Riba tarp ektoderminio ir entoderminio epitelio eina per vidurį vidurinio liežuvio gumburėlio.

Šoniniai liežuvio gumburėliai greitai didėja, auga į burnos ertmę kranialiai ir ventraliai, susijungia tarp savęs vidurinėje linijoje. Vidurinis liežuvio gumburėlis lieka mažas, įsiterpia tarp šoninių liežuvio gumburėlių dorsalinių galų ir su jais susijungia.

Taip per šeštąją embrioninio vystymosi savaitę, susijungiant viduriniam ir šoniniams liežuvio gumburėliams, vystosi liežuvis, išskyrus jo šaknį.

Iš vidurinio liežuvio gumburėlio išsivysto tik labai maža prie liežuvio šaknies ties viduriu esanti liežuvio dalis. Visas likęs liežuvis, išskyrus šaknį, išsivysto iš šoninių liežuvio gumburėlių.



56 pav. Liežuvio vystymasis (B. Petenas)

A — 4 savaičių; *B* — 5 savaičių žmogaus embrionas: *1* — šoninės liežuvio užuomazgos; *2* — tuberculum impar; *3* — foramen coecum; *4*, *5* — gerklų užuomazga; *I*, *II*, *III*, *IV* — žiaunų lankai; *C* — 6 savaičių; *D* — 6,5 savaitės žmogaus embrionas: *1* — šoninės liežuvio užuomazgos; *2* — tuberculum impar; *3* — foramen coecum; *4* — antgerklinė kremzlė; *5* — balso plyšys; *6* — vedeginės kremzlės; *I*, *II*, *III*, *IV* — žiaunų lankai

Šių šoninių liežuvio gumburėlių susijungimo vietoje lieka vidurinė liežuvio vaga (sulcus medianus linguae) ir liežuvio pertvara (septum linguae).

Jeigu liežuvio gumburėliai daugiau ar mažiau nesuauga, lieka liežuvio išsivystymo trūkumai — skeltas liežuvis.

Liežuvio šaknis vystosi iš dviejų šoninių l i e ž u v i o š a k n i e s g u m b u r ė l i ų, kurie susidaro ties ventraline antrojo, trečiojo ir ketvirtojo žiaunų lankų dalimi. Šie jungiamojo audinio gumburėliai, padengti entoderminiu epiteliu, anksti susijungia tarpusavyje ties vidurine linija; vėliau šio susijungimo žymių nelieka. Taip besivystanti liežuvio šaknis susijungia su liežuviu. Šio susijungimo vieta matoma ir išsivysčiusiame liežuvyje, kaip galinė liežuvio vaga (sulcus terminalinis linguae), tartum V raidė. Šioje vagoje jungiasi liežuvio ektoderminis epitelis su liežuvio

šaknies entoderminiu epiteliu. Prieš šią vagą esančių pyliminių spenelių ir juose esančių skonio svogūnėlių epitelis vystosi iš ektodierminio liežuvio epitelio.

Kadangi liežuvis vystosi iš žiaunų lankų ventralinių dalių audinių, tai jo gleivinę inervuoja žiaunų lankų nervai. Iš įvairių žiaunų lankų kilusioms liežuvio užuomazgoms tarpusavyje susijungiant, jas lydintieji atitinkamų žiaunų lankų nervai dalinai pereina vienas į kito sritį.

Liežuvio raumenys vystosi iš pirmųjų kranialinių mezodermos segmentų miotomų, kurių ląstelės ateina į liežuvio užuomazgą. Šiuos raumenis inervuojančio paliežuvinio nervo eiga nuo kaukolės pamato į liežuvio raumenis rodo tą kelią, kuriuo iš pakaušio segmentų miotomų ląstelės atėjo į liežuvį.

Aštuntąją nėštumo savaitę įaugant į liežuvį nervinėms šakelėms, pradeda vystytis liežuvio speneliai. Tik siūliniai speneliai vystosi be tiesioginio ryšio su nervų šakelėmis.

Tarp antrojo ir trečiojo embrioninio vystymosi mėnesių pradeda vystytis liežuvio liaukos, įaugant liežuvio epitelio pumpurams į poepitelinį jungiamąjį audinį.

Visos burnos ertmės srities liaukos vystosi taip, kad burnos ertmę išklojantis epitelis būsimosios liaukos išvedamojo latako srityje sudaro epitelinį pumpurą, kuris, besiskverbdamas į poepitelinį jungiamąjį audinį, vėliau įgauna spindį ir virsta liauka. Mažosios burnos ertmės liaukos ir išsivysčiusios lieka toje vietoje, kur susidarė jų užuomazgos, o didžiosios,— ilgėjant jų išvedamajam latakui, besivystydamos daugiau ar mažiau nutolsta nuo tos vietos, kurioje susidarė jų užuomazgos. Daugiausia besivystydama nutolsta paausinė liauka (gl. parotis). Šios liaukos užuomazga, susidariusi trečiojoje žiaunų lanko srityje, vystantis burnai, nueina į paausinės liaukos latako angos burnoje sritį, ir tada čia jau vystosi ši liauka. Todėl minėtoji liauka, kaip kitos burnos liaukos, inervuojama ne trišakio, bet liežuvinio ryklės nervo.

Pažandinė liauka (gl. submaxillaris) pradeda vystytis šeštąją embrioninio vystymosi savaitę, paausinė — kiek vėliau, paliežuvinė (gl. sublingualis) — devintąją nėštumo savaitę, o lūpinės (gl. labiales), skruostinės (gl. buccales), gomurinės (gl. palatinae) — trečiojo mėnesio antrojoje pusėje.

Limfoepitelinį ryklės žiedą sudarantieji migdolai vystosi iš mezenchimos ir jos paviršiuje esančio entoderminio epitelio.

Gomurinis migdolas vystosi nykstančios antrosios entoderminės žiaunų kišenės vietoje. Būsimojo migdolo vietoje trečiąjį embrioninio vystymosi mėnesį susidaro mezenchimos gumburėlis. Šiai mezenchiminei migdolo užuomazgai per trečiąjį ir ketvirtąjį mėnesius didėjant, jos paviršiaus epitelyje susidaro į užuomazgos vidų einančios gilios epitelinės išaugos, iš kurių, yrant centre ląstelėms, išsivysto migdolo kriptos, pilną išsivystymą pasiekiančios tik po gimimo. Po šeštojo mėnesio aplink kriptas susidaro limfiniai folikulai.

Ryklinis migdolas (tonsilla pharyngea) pradeda vystytis ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį, liežuvinis (tonsilla lingualis) — penktąjį. Šie migdolai vystosi taip pat, kaip ir gomurinis migdolas.

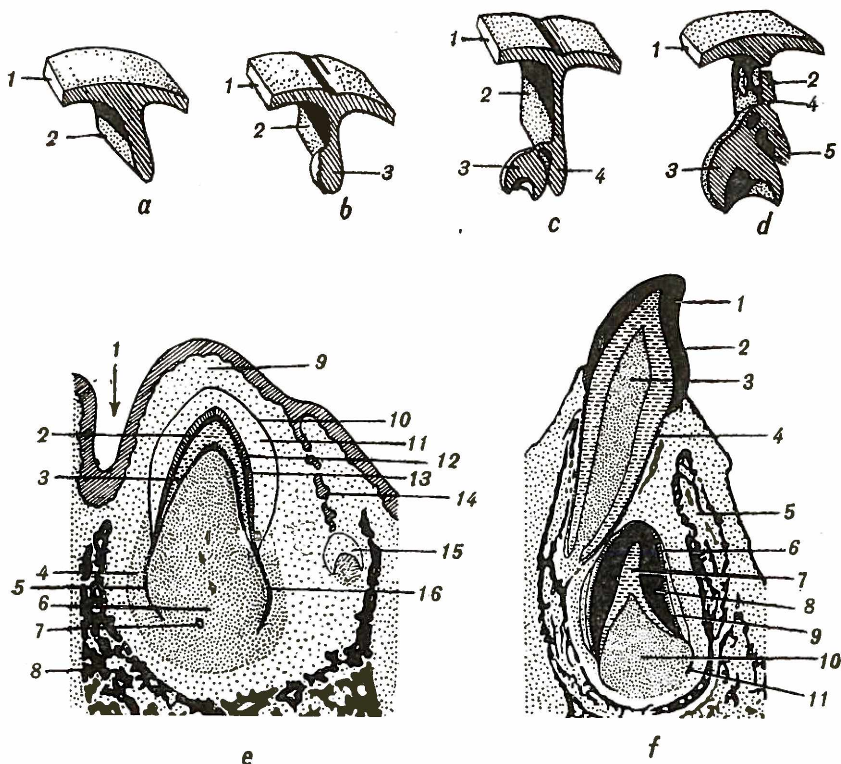
Visi migdolai vystosi taip, kad jų vystymosi vietoje jungiamajame audinyje atsiranda vis daugiau limfocitų, kurie susigrupuoja į limfinius mazgelius. Migdolų kriptos (epitelio įlankos) pradeda vystytis tik gimimo laikotarpiu.

Dorsaliai nuo ryklinio migdolo, kur ankstyvu vystymosi laikotarpiu galvinis nugaros stygos galas siekia entodermą, kartais ir po gimimo lieka ryklės sienelės įlanka — bursa pharyngea.

Dantys

Pieninių dantų vystymasis prasideda maždaug trisdešimt ketvirtą žmogaus embrioninio vystymosi dieną. Tada burnos ertmės ektoderminis epitelis, sustorėdamas būsimųjų žandikaulių srityje, pradeda sudaryti lanku d a n t ų p l o k š t e l ę, kuri auga gilyn į poepitelinę mezenchimą. Vėliau, devintąją nėštumo savaitę, viršutinės ir apatinės dantų plokštelės į mezenchimą nugrimzdusiame laisvame krašte pradeda susidaryti iš dantų plokštelės epitelio pumpuro formos išaugos — d a n t ų p u m p u r a i, — kaip paskirų dantų epitelinės užuomazgos. Šios epitelinės dantų užuomazgos augdamos skverbiasi į mezenchimą ir sudaro e m a l i n i u s d a n t ų o r g a n u s. Abiejuose žandikauliuose vystosi po 10 tokių emalinių organų. Iš dantų plokštelių jie auga gilyn ir išorėn, t. y. lūpų ir skruosto link.

Ties emalinio organo į būsimojo žandikaulio mezenchimą įaugančiu galu mezenchimos ląstelės pradeda greičiau dauginti ir sudaro tankesnį mezenchiminių ląstelių mazgelį — d a n t i e s p u l p o s p r a d ž i ą. Augdamas gilyn emalinis organas tartum gaubtuvas apsupa šią danties pulpą (57 pav.). Toliau ir danties pulpa, ir ją supantis emalinis organas ilgėja ir kartu iš įstrižos padėties pereina į vertikalią. Aplink emalinį organą ir jo apgaubtą danties pulpą susidaro glaudesnis mezenchimos sluoksnis — d a n t i e s m a i š e l i s. Jame vystosi tankesnis kraujagyslių kapiliarų tinklas, nes iš čia aprūpinamos maistu emalinio organo ląstelės. Ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį emaliniai organai pradeda atsiskirti nuo epitelinės dantų plokštelės, iš kurios jie išsivystė. Po to dantų plokštelė pradeda nykti nuo savo išorinio su burnos epiteliu surišto krašto. Laisvasis gilusis į mezenchimą nugrimzdęs dantų plokštelės kraštas lieka nesunykęs. Iš jo vėliau vystosi nuolatinių dantų emaliniai organai. Nykdama dantų plokštelė suyra į atskiras epitelines saleles, kurios vėliau nyksta. Tokios salelės dar gali būti matomos prie suaugusio žmogaus dantų dantenose (gingyvoje). Iš šių užsilikusių epitelinių salelių kartais gali išsivystyti cistos.



57 pav. Dantų vystymasis (schema) (M. Klara)

a — dantų plokštelės susidarymas: *1* — žandikaulio paviršiaus burnos ertmėje epitelis; *2* — dantų plokštelė; *b* — atskirų dantų epitelinių užuomazgų susidarymas iš dantų plokštelės: *1* — žandikaulio paviršiaus burnos ertmėje epitelis; *2* — dantų plokštelė; *3* — epitelinė danties užuomazga; *c* — emalinio organo vystymosi pradžia: *1* — žandikaulio paviršiaus burnos ertmėje epitelis; *2* — dantų plokštelė; *3* — emalinio organo susidarymas; *4* — dantų plokštelės laisvasis kraštas; *d* — nuolatinių dantų vystymosi pradžia: *1* — žandikaulio paviršiaus burnos ertmėje epitelis; *2* — pradėjusi nykti dantų plokštelė; *3* — pieninio danties emalinis organas; *4* — dantų plokštelės laisvasis kraštas; *5* — nuolatinio danties užuomazga; *e* — pieninio danties sluoksnių vystymasis ir nuolatinio danties užuomazgoje emalinio organo susidarymas: *1* — burnos prieangio vaga; *2* — dentinas; *3* — odontoblastai; *4* — danties maišelio užuomazga; *5* — cemento užuomazgos ląstelės; *6* — danties pulpa; *7* — danties pulpos kraujagyslės; *8* — žandikaulis; *9* — žandikaulio paviršiaus gleivinė, iškilusi ties augančiu dančiu; *10* — išorinis emalinio organo epitelis; *11* — emalinio organo pulpa; *12* — adamantoblastų sluoksnis; *13* — emalis; *14* — dantų plokštelės liekanos; *15* — nuolatinio danties užuomazgos emalinis organas; *16* — epitelinė danties makštis; *f* — pieninio ir nuolatinio danties vystymasis: *1* — pieninio danties emalis; *2* — dentinas; *3* — pulpa; *4* — cementas; *5* — kaulinė danties alveolės sienelė; *6* — nuolatinio danties adamantoblastai; *7* — dentinas; *8* — emalis; *9* — emalinio organo pulpa; *10* — nuolatinio danties pulpa; *11* — emalinio organo epitelis

Augančio emalinio organo ląstelės pamažu pasiskirsto į tris ląstelių rūšis. Prie pulpos esančios ląstelės susidėsto į vieną aukštų prizminių ląstelių, a d a m a n t o b l a s t ų, sluoksnį. Adamantoblastai vėliau gamina danties emalį (substantia adamantina). Emalinio organo ląstelės, sudarančios išorinį šio organo paviršių,

išsidėsto vienu kubinių ląstelių sluoksniu, kuris vadinamas išoriniu emalinio organo epiteliu. Emalinis organas turi gaubtuvo formą. Jo kraštuose išorinis emalinio organo epitelis tiesiog pereina į adamantoblastų sluoksnį. Emalinio organo krašte nuolat dauginantis ląstelėms, pats organas auga gilyn, ilgėja. Kartu ilgėja ir jo apsupta danties pulpa. Tuo būdu emalinis organas augdamas formuoja būsimąjį dantį, dalyvauja jo formos sudaryme. Emalinio organo vidų užpildančių ląstelių tarpuose susikaupia skysčio. Šio skysčio atskiriamos ląstelės tolsta viena nuo kitos, įgauna žvaigždės formą ir lieka tarpusavyje susirišusios ataugomis. Šios išsišakojusios emalinio organo vidaus epitelinės ląstelės su jas supančiu skysčiu sudaro emalinio organo pulpą.

Danties užuomazgos pulpa sudaryta iš mezenchiminių ląstelių, turinčių žvaigždės formą. Šios ląstelės susirišusios savo ataugomis tinklu. Ląstelių tarpuose yra skysta tarpląstelinė medžiaga, kurioje anksti atsiranda prekolageninės smulkios skaidulėlės. Pulpoje anksti susidaro tankus kraujagyslinių kapiliarų tinklas, gausesnis arčiau spenelio paviršiaus, prie odontoblastų sluoksnio. Danties pulpos išorinės, paviršinės, mezenchiminės ląstelės, esančios prie emalinio organo adamantoblastų sluoksnio, susidėsto aukštų prizminių ląstelių, odontoblastų, sluoksniu. Odontoblastų susidarymui ir dentino vystymuisi reikiamą aplinką sudaro adamantoblastai. Odontoblastai pulpos paviršiuje gamina dentiną tik tada ir tik ten, kai jų kaimynystėje jau išsivystė adamantoblastai.

Ketvirtojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje prasideda pieninių dantų dentino vystymasis. Tada ties danties pulpos viršūne, kur anksčiausia susidarė adamantoblastai ir odontoblastai, pastarieji į tarp jų ir adamantoblastų esantį tarpą pradeda išskirti vis daugiau neląstelinės medžiagos, kurioje greitai vystosi radialinės krypties prekolageninės skaidulos, sudarančios drauge su jas supančia neląsteline medžiaga predentiną. Vėliau predentino prekolageninės skaidulos tampa kologeninėmis. Susidarius tam tikro storio (apie 40 μ) predentino sluoksniui, radialinės krypties predentino kolageninių skaidulų vystymasis sustoja. Vėliau išsivystančiuose gilesniuose predentino sluoksniuose susidaro tangentinės krypties kolageninės skaidulos.

Storėjant predentino sluoksniui, adamantoblastai vis labiau tolsta nuo odontoblastų, bet per predentiną link adamantoblastų visą laiką eina odontoblastų ataugos, kurios, storėjant predentino sluoksniui, ilgėja.

Į dentiną pereinančiame predentine susikrauna kalcio druskų. Šis procesas prasideda išoriniame, anksčiausiai išsivysčiusiame, predentine ir iš čia plinta į gilesnius jo sluoksnius. Kalcio druskos pradeda kauptis atskirais mažais židinėliais, kurie vėliau didėdami susijungia. Tačiau arti išorinio paviršiaus dentine lieka

nesukalkėjusių židinių, vadinamų interglobulinėmis ertmėmis. Lieka nesukalkėjęs ir prie pulpos esantis plonas vidinis sluoksnis. Odontoblastuose randamas ir jų į aplinką išskiriamas fermentas fosfataza, skaldydamas su krauju atnešamus fosforo junginius, išskiria iš jų fosforo rūgštį, kuri su kalcio jonais, veikiant D vitaminui, sudaro kalcio fosfatą, adsorbuojamą predentino kolageninių fibrilių paviršiuje. Tuo būdu vyksta dentino kalkėjimas.

Ir suaugusio žmogaus visiškai išsivysčiusių dantų odontoblastai dar šiek tiek sugeba gaminti dentiną. Besigaminant iš dentino vidinės pusės naujiems dentino sluoksniams, danties kanalas, kurį užpildo danties pulpa, o ypač šio kanalo anga danties šaknies gale, su amžiumi mažėja.

Pradėjus vystytis dentinui, tuoj prasideda ir emalio vystymasis. Tada kiekvienas šešiakampės prizmės formą turintis adamantoblastas gamina savo į dentiną atkreiptame gale šešiakampę homogenišką emalio prizmę, kaip kutikulinį padarą. Tarp besivystančių emalio prizmių įeina tarpląstelinis skystis.

Prieš dentino vystymąsi į danties pulpą atkreipti adamantoblastų galai yra baziniai, nes pro juos adamantoblastai gauna iš danties pulpos jungiamojo audinio maistą. Tada kiekvieno adamantoblasto branduolys yra jo baziniame į danties pulpą atkreiptame gale, o ląstelės centras ir vidinis tinklinis aparatas priešingame, viršūniniame, į emalinio organo pulpą atkreiptame gale. Tačiau, pradėjus vystytis dentinui, adamantoblastai dentinu atskiriami nuo danties pulpos. Tada juos pradeda maitinti emalinio organo pulpa. Todėl anksčiau buvęs viršūninis kiekvieno adamantoblasto galas dabar tampa baziniu, o buvęs bazinis — viršūniniu. Vykstant šiam adamantoblastų poliariškumo pasikeitimui, jų branduolys pereina iš anksčiau buvusio bazinio ląstelės galo į buvusį viršūninį, o ląstelės centras ir vidinis tinklinis aparatas persikelia į buvusį bazinį ląstelės galą, dabar tapusį viršūniniu.

Ilgėdamos emalio prizmės susijungia tarpusavy tarpprizmine neląsteline medžiaga. Neorganinių druskų koncentracija emalyje vyksta panašiai kaip dentine: taip pat prasideda smulkiais židinėliais, kurie paskiau didėdami susijungia.

Emalio, kaip ir dentino, vystymasis prasideda ties danties pulpos viršūne ir iš čia eina link danties šaknies. Emalis vystosi tik danties vainiko (corona dentis) srityje, dentino išorėje. Besivystantis emalis tvirtai susiriša su po juo esančiu dentinu nelygia, dantyta linija. Danties šaknies srityje dentino išorėje vystosi cementas.

Vystantis emaliui, emalinis organas mažėja. Anksčiau išnyksta emalinio organo pulpa, o šio organo išorinis epitelis ir adamantoblastų sluoksnio tęsinys danties šaknies srityje ilgiau išlieka. Šios dvi epitelinių ląstelių eilės būsimosios danties šaknies srityje, aplink danties pulpą, sudaro e p i t e l i n ę d a n t i e s

m a k š t į. Ši makštis savo laisvaisiais kraštais auga aplink danties pulpą po besivystančiu, jau emaliu padengtu, danties vainiku gilyn. Danties pulpa, apsupta epitelinės danties makšties, ilgėja ir kartu su šia makštimi sudaro danties šaknies užuomazgą. Tada ir danties šaknies srityje danties pulpos paviršiuje susidarę odontoblastai, veikiami jų išorėje esančių epitelinės danties makšties adamantoblastų, gamina danties šaknies dentiną. Šis dentino vystymasis vyksta tokiu pat būdu, kaip ir danties vainiko srityje. Didėjant danties šakniai, dantys kyla link dantenų, kol išdygsta. Išsivysčius danties šakniai, emalinio organo epitelis išnyksta. Iš jo išsivysčiusio emalio išoriniame paviršiuje lieka sukalkėjusi kutikula (cuticula dentis).

Dantų cementas vystosi tik po gimimo (dantims dygstant ir išdygus) iš dantį supančios mezenchimos, kuri tada sudaro aplink dantį danties maišelį. Vidinio šio maišelio sluoksnio mezenchimos ląstelės grupuojasi danties besivystančios šaknies dentino išoriniame paviršiuje, sudarydamos odontoblastų, čia vadinamų c e m e n t o b l a s t ų, sluoksnį. Pastarieji gamina aplink save kaulinę cemento medžiagą, patys likdami šioje medžiagoje kaulo ląstelėmis. Taip iš vidinio danties maišelio sluoksnio išsivysto danties cementas.

Iš išorinio danties maišelio sluoksnio vystosi dantį supantis ir jį prie danties alveolės sienelės rišantis jungiamasis audinys — periodontas (periodontium) ir danties alveolę išklojantis antkaulis (periosteum).

Gimimo metu būna išsivystę tik priekinių pieninių dantų vainikai, o jų šaknys dar tik pradėjusios vystytis.

Dantys dygsta, t. y. savo vainikais išeina į žandikaulio paviršių, tada, kai jų šaknys būna jau gerokai išsivysčiusios. Augant šakniai, danties vainikas vis labiau kyla artyn burnos ertmės paviršiaus epitelio. Virš danties vainiko, o vėliau ir jo šonuose esanti danties maišelio jungiamojo audinio dalis plonėja ir nyksta. Vėliau virš danties vainiko esantis burnos ertmės epitelis ragėja ir nyksta. Tada danties vainikas iškyla į burnos ertmę žandikaulio paviršiuje — dantys išdygsta.

Apatinio žandikaulio pieniniai dantys dygsta anksčiau negu viršutinio, bet ta pačia eile: viduriniai kandžiai dygsta 6—9 mėnesį po gimimo, šoniniai kandžiai — 8—11, pirmieji krūminiai — 12—16, iltiniai — 16—20, antrieji krūminiai — 20—24. Pieniniai dantys išdygsta arti vienas kito. Vėliau, augant žandikauliams, tarpai tarp jų didėja. Nuo 6—7 amžiaus metų pieniniai dantys vienas po kito pradeda kristi, o vietoj jų išdygsta nuolatiniai.

Nuolatiniai dantys pradeda vystytis iš ektoderminės dantų plokštelės pasilikusio žandikaulio mezenchimoje laisvojo krašto epitelio, kuris su burnos ertmės epiteliu jau nesiriša. Šios dantų plokštelės liekanos, augant žandikauliui, savo dorsaliniais galais auga toliau dorsaliai už pieninių krūminių dantų. Iš taip iš-

augusios dantų plokštelės vystosi nuolatinių krūminių dantų užuomazgos.

Nuolatiniai krūminiai dantys vystosi dorsaliniuose žandikaulio galuose už pieninių dantų iš tęsinio tos pat dantų plokštelės, iš kurios vystosi ir pieniniai dantys. Todėl šiuo atžvilgiu nuolatiniai krūminiai dantys galėtų būti priskiriami pieniniams. Išsivystymo laiko atžvilgiu jie vystosi kartu su kitais nuolatiniais dantimis ir pasilieka nuolatiniais.

Pirmųjų nuolatinių krūminių dantų epitelinės emalinių organų užuomazgos iš dantų plokštelės liekanų susidaro 17 embrioninio vystymosi savaitę, kai žmogaus embrionas maždaug 16 cm ilgio. Nuolatinių kandžių užuomazgos atsiranda apie 28 cm ilgio žmogaus embrione. Nuolatinių iltinių dantų užuomazgos pastebimos maždaug 30 cm ilgio žmogaus embrione. Antrųjų nuolatinių krūminių dantų užuomazgos susidaro žmogaus embrioninio vystymosi pabaigoje. Pirmųjų kaplių užuomazgos susidaro gimimo laikotarpiu, antrųjų — dešimtąjį mėnesį po gimimo. Ir pagaliau trečiųjų nuolatinių krūminių dantų užuomazgos atsiranda penktaisiais amžiaus metais. Kadangi embriono ir naujagimio žandikauliai dar trumpi, tai nuolatinių krūminių dantų užuomazgos užpakaliniuose žandikaulių galuose susidaro taip arti vienos kitų, kad viršutiniame žandikaulyje jos net užsisuka lanku aukštyn. Vėliau, ilgėjant žandikauliui, šios dantų užuomazgos vienos nuo kitų nutolsta. Atsirandant žandikaulių vystymosi trūkumams, pasitaiko ir dantų vystymosi trūkumų.

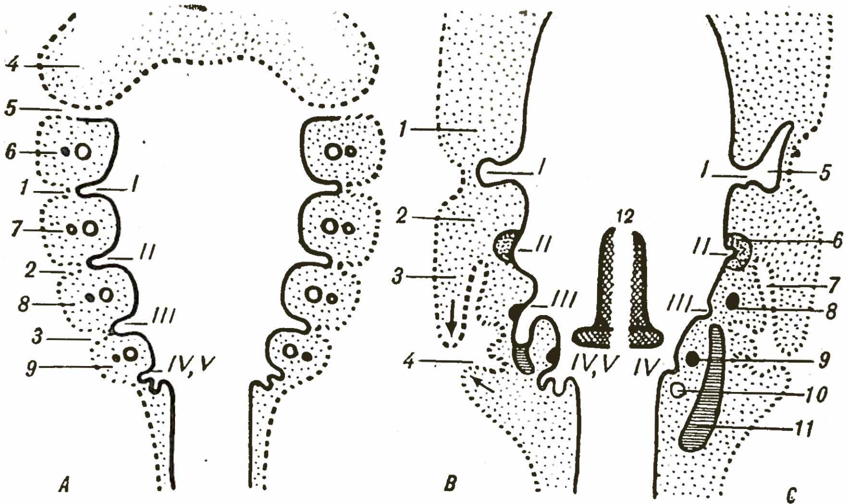
Nuolatiniai dantys vystosi taip pat, kaip ir aukščiau peržiūrėti pieniniai dantys. Nuolatiniai kandžiai, iltiniai, kapliai besivystydami išstumia atitinkamus pieninius dantis, užimdami jų alveoles. Nuolatiniai krūminiai dantys neturi savo pirmtakų. Jiems vystantis atsiranda naujos alveolės. Besivystydami nuolatiniai kandžiai, iltiniai ir kapliai atitinkamų pieninių dantų alveolėse spaudžia pieninius, blogina jų maitinimą. Todėl prasideda pieninių dantų šaknų rezorbcija, nykimas. Nuo danties šaknies viršūnės prasidėjęs pieninio danties cemento ir dentino irimas eina link danties vainiko. Pagaliau lieka tik pieninio danties iškilęs vainikas, savo kraštais dar susirišęs su minkštaisiais žandikaulio audiniais. Sunykusios pieninio danties šaknies vietą alveolėje užima augantis nuolatinis dantis, kuris beaugdamas vėliau visiškai nustumia nuo žandikaulio paviršiaus dar pasilikusį pieninio danties vainiką.

Ir nuolatiniai dantys apatiniame žandikaulyje dygsta šiek tiek anksčiau, negu viršutiniame. 6—7 metais dygsta pirmieji nuolatiniai krūminiai dantys, 7—8 viduriniai kandžiai, 8—9 — šoniniai kandžiai, 9—11 — priekiniai kapliai, 11—13 — iltiniai ir užpakaliniai kapliai, 12—14 — antrieji krūminiai, 18—40 — tretieji krūminiai.

Retais dėl nežinomų priežasčių pasitaikančiais ektodermos suaktyvėjimo atvejais dantys dygsta ir trečiąkart.

Ryklė

Ankstyvu embrioninio vystymosi periodu būsimosios ryklės srityje susidaro entoderminės žiauninės kišenės, kaip pirminės žarnos galvinio galo entodermos įlankos į poentoderminę mezenchimą. Tokių kišenių būna keturios ir penktosios tik nežymi užuomazga, kaip priedas prie ketvirtosios entoderminės žiauninės kišenės (58 pav.). Šios kišenės baigia susidaryti ketvirtosios embrioninio vystymosi savaitės pabaigoje.



58 pav. Žiauninių kišenių vystymasis (M. Klara)

A — žiauninės kišenės ir žiauniniai lankai: *I, II, III, IV, V* — entoderminės žiauninės kišenės; *1, 2, 3* — ektoderminės žiauninės kišenės; *4* — viršutinis žandikaulis; *5* — burnos anga; *6, 7, 8, 9* — žiauniniai lankai; *B, C* — tolesnis žiauninių kišenių vystymasis (*B* — ankstesnė stadija, *C* — vėlesnė): *I, II, III, IV, V* — entoderminės žiauninės kišenės; *1* — pirmasis žiauninis lankas; *2* — antrasis žiauninis lankas; *3* — antrojo žiauninio lanko audiniai, užslenkantieji ant kaklo ančio; *4* — kaklo antis; *5* — iš pirmosios entoderminės žiauninės kišenės besivystanti būgninė ertmė; *6* — tonsilla palatina; *7* — kaklo antis; *8, 9* — gl. parathyreoideae; *10* — ultimobranchialinis kūnas; *11* — gl. thymus; *12* — skydinė liauka

Tuo pat laiku ties entoderminėmis žiauninėmis kišenėmis embriono kūno paviršiaus ektoderma sudaro keturias ektodermines žiaunines kišenes, kaip ektodermos įlankas į poektoderminę mezenchimą. Entoderminių žiauninių kišenių dugnų epitelis, susilietęs su ektoderminių žiauninių kišenių dugnais, sudaro žiaunų plyšius uždarančias membranas. Tarp žiauninių kišenių lieka embriono šoninių kūno sienelių audinių krantai, vadinami žiauniniais lankais.

Žemesniųjų stuburinių, kvėpuojančių žiaunomis, žiaunų plyšius uždarančios membranos nyksta ir žiaunų plyšiai lieka atviri. Žinduolių ir žmogaus žiaunų plyšius uždarančios membranos nenyksta, žiauninės kišenės ir žiauniniai lankai būna tik ankstyvu

embrioninio vystymosi periodu kaip filogenetinė liekana, o vėliau išnyksta.

Žmogaus susidaro 6 žiauniniai lankai, kurių pirmasis yra kranialiai nuo pirmosios žiauninės kišenės.

Vystantis galvai, didėja pirmasis žiauninis lankas, esantis prie burnos; nedaug nuo jo iš pradžių teatsilieka antrasis žiauninis lankas. Embriono besivystančiai galvai užsilenkiant į ventralinę embriono pusę, žiaunų sritis labai siaurėja ir joje žemiau antrojo žiauninio lanko sudaro k a k l o a n t į *(sinus cervicalis)*, kuriame lieka antroji, trečioji ir ketvirtoji ektoderminės žiauninės kišenės.

Gilėjant kaklo ančiui, kranialiai nuo jo esančio antrojo žiauninio lanko kaudalinis kraštas auga kaip dangtis (operculum), kaudaliai susiaurindamas įėjimo į kaklo antį angą. Toliau kaudaliai augdamas antrojo žiauninio lanko kaudalinis kraštas pasiekia įėjimo į kaklo antį angos kaudalinį kraštą ir su juo suauga, visiškai uždarydamas kaklo ančio angą. Tada iš lig šiol buvusio kaklo ančio susidaro uždara ektoderminiu epiteliu išklota k a k l o p ū s l e l ė *(vesicula cervicalis)*. Ilgėjant embriono kaklui, kaklo antis slenka kaudaliai priekiniu m. sternocleidomastoideus kraštu. Ties šia slinkimo linija antrojo žiauninio lanko kaudalinis kraštas suauga su kaklo ančio angos kaudaliniu kraštu. Tarp šių abiejų linijų susidarančio vidurinio kaklo trikampio oda ir platysma vystosi iš antrojo žiauninio lanko audinių ir lieka inervuotos antrojo žiauninio lanko nervo — veidinio nervo.

Kaklo pūslelė greitai išnyksta, o kartu su ja ir į jos sudėtį įėjusios antroji, trečioji ir ketvirtoji ektoderminės žiauninės kišenės. Iš pasilikusios pirmosios ektoderminės žiauninės kišenės išsivysto išorinė ausies landa.

Kartais kaklo antis ne visiškai užsidaro. Tada prie priekinio m. sternocleidomastoideus krašto lieka šoninė žaunų kilmės kaklo fistulė, vadinama branchiogenine.

Kartais gali pasilikti kaklo pūslelės liekanos, iš kurių gali išsivystyti skysčiu pripildytos žiaunų kilmės (branchiogeninės) cistos arba žiaunų kilmės (branchiogeniniai) navikai.

Iš pirmosios entoderminės žiauninės kišenės išsivysto vidurinė ausis. Šios kišenės išsiplėtęs dugnas vėliau sudaro būgninę ertmę (cavum tympani), o likusi šios kišenės dalis — klausomąjį vamzdį (tuba auditiva).

Antrosios entoderminės žiauninės kišenės vietoje susidaro migdolo dauba (fossa tonsillaris), kurioje vystosi gomurio migdolas.

Iš kiekvienos trečiosios ir ketvirtosios entoderminių žiauninių kišenių pirmojo embrioninio mėnesio pabaigoje atsiranda po vieną ventralinę ir po vieną dorsalinę pumpuro formos epitelinę išaugą. Iš trečiosios entoderminės žiauninės kišenės ventralinės epitelinės išaugos vystosi užkrūčio liauka (gl. thymus). Ketvirtosios entoderminės žiauninės kišenės ventralinė epitelinė išauga išnyksta. Tik išimtiniais atvejais ji dalyvauja užkrūčio liaukos susidaryme.

Besivystydama užkrūčio liauka nuslenka iš kaklo srities į krūtinės ląstos sritį. Slinkimo kelyje kartais gali likti jos užuomazgos liekanų, kurios gali čia sudaryti lyg priedines užkrūčio liaukeles.

Iš trečiosios entoderminės žiauninės kišenės dorsalinės epitelinės išaugos vystosi apatinė prieskydinė liauka (gl. parathyreoidea inferior), iš ketvirtosios entoderminės žiauninės kišenės dorsalinės epitelinės išaugos -- viršutinė prieskydinė liauka (gl. parathyreoidea superior). Vadinasi, apatinių prieskydinių liaukų užuomazgos nuo jų susidarymo vietos iki galutinės savo vietos nueina žymiai ilgesnį kelią, negu viršutinių prieskydinių liaukų užuomazgos.

Kartais iš trečiosios entoderminės žiauninės kišenės išsivystančios apatinių prieskydinių liaukų užuomazgos gali suskilti į dvi ar daugiau dalių; tada išsivysto daugiau negu keturios prieskydinės liaukos.

Kai kada viena ar daugiau prieskydinių liaukų besivystydamos gali patekti į greta jų besivystančių užkrūčio liaukos arba skydinės liaukos audinius ir čia likti.

Iš penktosios entoderminės žiauninės kišenės, kuri yra tik nežymus ketvirtosios priedas, vystosi ultimobranchialinis (užžiauninis) kūnas.

Žemesniųjų stuburinių ultimobranchialinis kūnas gerai išsivysto, bet jo reikšmė neišaiškinta. Žinduolių ir žmogaus šis kūnas būna tik embrioninio vystymosi periodu, o vėliau jis įeina į skydinės liaukos audinius, nuo kurių jo paskui negalima atskirti. Tais atvejais, kai besivystydamas ultimobranchialinis kūnas neįeina į minėtosios liaukos sudėtį, jis pastebimas ir vėliau. Jame tada matomi folikulai, panašūs į skydinės liaukos folikulus.

Iš pirminės žarnos galvinio galo žiaunų srities ventralinės sienelės epitelio ties tarpu tarp pirmojo ir antrojo žiauninių lankų vystosi skydinės liaukos (gl. thyreoidea) užuomazga. Šios užuomazgos susidarymo vietoje entoderminis epitelis įlinksta kaip kišenė ventraliai į mezenchimą, jo ląstelės tampa aukštesnės, su šviesesne citoplazma ir arčiau ląstelės pagrindo nuslinkusiu branduoliu. Skydinės liaukos užuomazga ilgėdama kaudaliai tampa ilgu epiteliniu lataku (ductus thyreoglossus). 5—6 embrioninio vystymosi savaitę ši užuomazga atsiskiria nuo žiaunų srities entodermos. Toje vietoje liežuvio šaknyje lieka aklinoji liežuvio anga (foramen caecum linguae).

Iš ilgos kišenės formos skydinės liaukos užuomazgos distalinio galo, nuslinkusio kaudaliai į antro-ketvirto trachėjos žiedo sritį, vystosi skydinė liauka, o ductus thyreoglossus išnyksta.

Ductus thyreoglossus liekanos retkarčiais gali kur nors pakeliui tarp liežuvio šaknies ir skydinės liaukos pasilikti kaip didesnės ar mažesnės epitelinės salelės. Iš tokių liekanų kartais gali vystytis gūžys (skydinės liaukos audinio padidėjimas), cistos ar navikai.

Hipofizio priekinė, liaukinė, dalis vystosi iš pirminės burnos dorsalinės sienelės prie ryklės membranos esančios srities. Ketvirtąją embrioninio vystymosi savaitę toje vietoje ektoderminis pirminės burnos epitelis pradeda sudaryti įlanką, kuri vėliau gilėdama sudaro gilią epitelinę kišenę, augančią dorsaline kryptimi tarpinių smegenų pūslelės link. Hipofizio užuomazgos kišenės viršūnė išsiplečia ir sudaro hipofizio pūslelę, o likusi ektoderminės hipofizio užuomazgos kišenės dalis lieka kurį laiką kaip siauras epitelinis stiebelis, einąs nuo hipofizio pūslelės į pirminę burną.

Antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį vystantis kaukolės pamato kaulams, hipofizio pūslelę su pirmine burna jungiantis epitelinis stiebelis išnyksta. Tada ektoderminė hipofizio pūslelė, netekusi ryšio su pirmine burna, priartėja prie tarpinių smegenų pūslelės ventralinio paviršiaus. Tuo laiku iš tarpinių smegenų pūslelės ventralinės sienelės išauga ventraliai kišenės formos iškyšulys — processus infundibuli. Šio smegeninio iškyšulio viršūnė iš kaudalinės pusės priartėja prie ektoderminės hipofizio pūslelės ir čia sudaro užpakalinės, nervinės, hipofizio dalies vystymosi pradžią.

Iš ektoderminės hipofizio pūslelės priekinės sienelės vystosi priekinė hipofizio dalis. Besidaugindamos epitelinės ląstelės pasiskirsto salelėmis, o į šių salelių tarpus įauga kraujagyslės, lydimos jungiamojo audinio. Dalis priekinės hipofizio dalies išauga link pilkojo gumburo (tuber cinereum), sudarydama gumburinę hipofizio dalį (pars tuberalis hypophysis).

Iš ektoderminės hipofizio pūslelės užpakalinės sienelės vystosi tarpinė hipofizio dalis.

Užpakalinė, nervinė, hipofizio dalis vystosi iš tarpinių smegenų pūslelės ventralinės sienelės iškyšulio (procesus infundibuli) viršūnės.

Antrojo nėštumo mėnesio pabaigoje priekinė hipofizio dalis susijungia su užpakaline.

Kartais pasilieka priekinės hipofizio dalies užuomazgos stiebelio pėdsakai (canalis craniopharyngeus).

Toje burnos ertmės vietoje, iš kurios pradėjo vystytis priekinės hipofizio dalies užuomazga, ryklės skliaute lieka didesnės ar mažesnės šios užuomazgos liekanos, savo struktūra primenančios priekinės hipofizio dalies struktūrą.

Virškinamasis traktas

Virškinamojo trakto kaip ir daugelio embriono organų vystymasis anksčiau prasideda kranialiniame gale ir vėliau kaudaliniame. Virškinamojo trakto ir jo liaukų epitelis vystosi iš pirminės žarnos entodermos. Poepitelinis gleivinės sluoksnis, raumeninis gleivinės sluoksnis, pogleivinis sluoksnis, raumenų žiedinis ir išilginis sluoksniai vystosi iš mezenchimos.

Stemplė (oesophagus) iš pradžių, kol embriono ilgis maždaug 12 mm, neturi aiškios ribos tarp jos ir iki to laiko dar tik pradedančio formuotis skrandžio. 4 mm ilgio embrione stemplė dar labai trumpa: eina kaudaliai iki antro—trečio krūtinės segmentų. Vėliau ji greitai ilgėja. 12 mm ilgio žmogaus embriono stemplė siekia devintą, o naujagimio — dešimtą krūtinės segmentą.

Pradžioje buvęs vienasluoksnis, ketvirtosios embrioninės savaitės pabaigoje stemplės epitelis tampa dvisluoksniu. Antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį, greitai besidaugindamas, jis ne tik tampa daugiasluoksniu, bet labai susiaurina, vietomis beveik uždaro stemplės spindį. Suyrant epitelio ląstelėms, kurių pasigamina per daug, stemplės spindis vėl praplatėja. Jei to neįvyksta, lieka stemplės susiaurėjimas (stenosis) ar net užakimas (atresia oesophagi). Trečiąjį mėnesį stemplės epitelis tampa daugiaeiliu su virpamaisiais plaukeliais. Nuo tryliktosios embrioninio vystymosi savaitės šiuos plaukelius turinčios ląstelės nyksta, bet dar ir naujagimio stemplės epitelyje galima rasti ląstelių salelių su minėtaisiais plaukeliais. Nuo šeštojo embrioninio vystymosi mėnesio stemplės epitelis tampa daugiasluoksniu.

Stemplės liaukos pradeda vystytis trečiąjį nėštumo mėnesį. Žiediniai stemplės raumenys pradeda susidaryti antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį, išilginiai — kiek vėliau, o raumeninis gleivinės sluoksnis — ketvirtąjį mėnesį. Vystymosi pradžioje iki gerklų (larynx) stemplėje būna lygieji raumenys. Vėliau galviniame stemplės gale vystosi skersaruožiai raumenys.

Skrandžio užuomazgos susidarymas pastebimas trečiąją embrioninio vystymosi savaitę 3,2 mm ilgio žmogaus embrione kaip vietinis pirminės žarnos sustorėjimas (59 pav.).

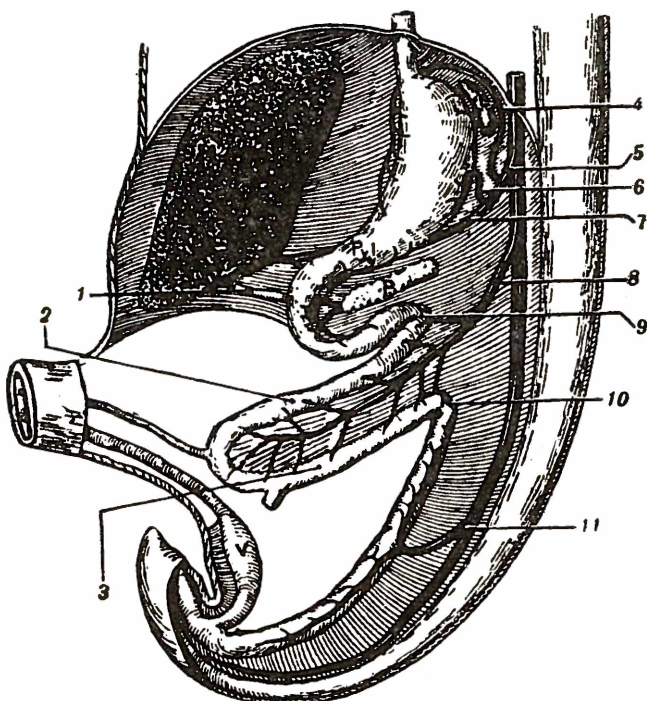
Penkių milimetrų ilgio žmogaus embriono skrandis pradeda suktis aplink savo išilginę ir kartu sagitalinę ašis. Aplink išilginę ašį jis pasisuka taip, kad jo ligi to laiko buvusi kairioji pusė po pasisukimo tampa priekine, ventraline, o buvusi dešinioji — užpakaline, dorsaline. Kartu pasisuka ir nervai klajokliai. Todėl po skrandžio pasisukimo aplink savo išilginę ašį kairysis klajoklis nervas šakojasi priekinėje, o dešinysis — užpakalinėje skrandžio pusėje. Sukantis skrandžiui aplink sagitalinę ašį, kaudalinis jo galas pereina į dešinę ir aukštyn po kepenimis, o kranialinis — paslenka kiek kairėn ir žemyn. Pradžioje buvęs ventralinis skrandžio kraštas po skrandžio pasisukimo tampa jo mažąja (curvatura minor), o buvęs dorsalinis — didžiąja kreive (curvatura major).

Antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį vyksta greitas skrandžio formos susidarymas ir skrandis kartu slenka kaudaliai, ilgėjant stemplei.

Skrandžio sienelės pradeda vystytis anksčiau negu kitų virškinamojo trakto dalių sienelės. Jo gleivinės paviršius greičiau didėja tarpe šeštojo ir septintojo nėštumo mėnesių, o vėliau šis didėjimas sulėtėja. Po gimimo per pirmuosius tris mėnesius skrandžio glei-

vinės paviršiaus plotas vėl greitai didėja, kas mėnesį beveik padvigubėdamas.

Iki septintosios embrioninio vystymosi savaitės skrandžio epitelis yra daugiaeilis prizminis. Nuo tada prasideda skrandžio duobelių (foveolae gastricae) susidarymas. Jos pradeda susidaryti skrandžio mažosios kreivės srityje, o vėliau iš čia plinta po visą



59 pav. Žmogaus virškinamojo trakto vystymosi schema (M. Korningas)

1 — ductus choledochus; *2* — žemyn nusileidžianti viršutinė bambinės kilpos dalis; *3* — aukštyn kylanti apatinė bambinės kilpos dalis; *4* — a. gastrica sinistra; *5* — a. coeliaca; *6* — a. lienalis; *7* — a. hepatica; *8* — a. mesenterica superior; *9* — flexura duodenojejunalis; *10* — flexura coli sinistra; *11* — a. mesenterica inferior; *Pyl.* — pylorus; *P* — kasa; *V* — alantojis

skrandį. Pradžioje minėtosios duobelės susidaro vien epitelyje kaip endoepitelinės įlankos, o tik vėliau jos išauga į poepitelinę mezenchimą.

Devintąją nėštumo savaitę šių duobelių dugnuose pradeda vystytis skrandžio liaukos. Jos vystosi kaip skrandžio duobelių dugnų epitelinės išaugos į poepitelinę mezenchimą tartum epiteliniai pumpurai.

Dvylikos-trylikos savaičių žmogaus embriono skrandžio epitelis jau vienasluoksnis prizminis. Šio epitelio ląstelių branduolys

arčiau bazinio ląstelės galo, o viršūniniame ląstelės gale jau pastebima smulkių mukoidinio sekreto grūdelių. Šiuo metu skrandžio dugno liaukose jau matomos dengiamosios ląstelės, kurių citoplazmoje dar yra daugiau glikogeno, negu sekreto grūdelių.

Pirmojoje žmogaus embrioninio vystymosi pusėje glikogenas pasklidęs po visus embriono audinius. Kai tik antrojoje žmogaus embrioninio vystymosi pusėje kasoje atsiranda Langerhanso salelės, glikogenas lokalizuojasi kepenyse, o amnionio skystyje išnyksta ligi tol buvęs cukrus.

Dvylikos savaičių žmogaus embrione jau susiformavusios skrandžio dugno liaukų kaklų priedinės ląstelės. Jos kiekybiškai ir kokybiškai pralenkia savo išsivystymu dengiamųjų ląstelių vystymąsi (J. Lozovskis). Dvylikos savaičių žmogaus embriono skrandžio dugno liaukų kaklų priedinėse ląstelėse jau pastebimas mukoidinio sekreto granulių susidarymas.

Kai tik žmogaus embriono skrandžio liaukose pradeda formuotis struktūriniu-funkciniu atžvilgiu subrendusios priedinės ląstelės (ketvirtojo žmogaus embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje), keičiasi ir embrioninio kraujo gamyba. Tada embrioninį megaloblastinį eritrocitų vystymosi būdą pakeičia normoblastinis. Vadinasi, ne tik suaugusio žmogaus, bet ir embriono skrandžio liaukų priedinės ląstelės turi įtakos kraujo vystymuisi.

Embriono skrandžio liaukų ir skrandžio gleivinės paviršiaus epitelyje susidaro beveik vien mukoidinis sekretas. Pepsino pėdsakai pastebimi tik nuo šeštojo embrioninio vystymosi mėnesio. Druskos rūgšties sintezė žmogaus skrandyje prasideda tik trečiaisiais metais po gimimo. Naujagimio skrandyje pilnai subrendusių skrandžio liaukų pagrindinių ląstelių dar nėra. Jos išsivysto vėliau.

Piliorinėje skrandžio dalyje skrandžio duobelės pradeda vystytis dviem savaitėmis vėliau, negu likusioje dalyje. Bet vėliau piliorinės dalies skrandžio liaukos vystosi greitai. Penkioliktąją embrioninio vystymosi savaitę šios liaukos jau išsivysčiusios ir jų ląstelių citoplazmoje pastebima mukoidinio sekreto granulių.

Kardialinės dalies skrandžio liaukos vystosi antrojoje penktojo embrioninio vystymosi mėnesio pusėje.

Skrandžio raumenų vidinis, žiedinis, sluoksnis pradeda vystytis penktosios nėštumo savaitės pabaigoje, o išorinis, išilginis,— tik ketvirtąjį nėštumo mėnesį. Įstrižosios skrandžio raumenų skaidulos (fibrae obliquae) vystosi dar vėliau.

Skrandžio gleivinės raumenų sluoksnis (muscularis mucosae) pradeda vystytis trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje.

Klajoklio nervo ir simpatinės nervų sistemos (iš plexus solaris) nervinės skaidulos pasiekia skrandžio mažąją kreivę jau 14,5 mm ilgio žmogaus embrione. Vėliau nervinės skaidulos ir nervinės ląstelės pasiekia ir didžiąją kreivę.

Žarnų atskirų dalių vystymasis prasideda penktąją nėštumo savaitę. Tada vidurinė pirminės žarnos dalis pradeda greitai ilgėti ir išlinksta kilpa bambos link. Taip susidaro pirminė žarnų kilpa — **bambinė kilpa**. Ši kilpa nuo kranialiai jos esančios dvylikapirštės žarnos užuomazgos atsiskiria staigiu užlinkimu, kuris vėliau sudaro flexura duodenojejunalis. Pati bambinė kilpa eina link bambos maždaug sagitaline kryptimi ir susideda iš galvinės nusileidžiančiosios ir uodeginės atgal aukštyn nuo bambos kylančios dalių. Uodeginė dalis pasibaigia prie nugarinės (dorsalinės) pilvo ertmės sienelės staigiu pasisukimu kaudaliai. Šis pasisukimas vėliau sudaro flexura coli lienalis. Toliau kaudaliai už šio pasisukimo lieka tiesioji uodeginė pirminės žarnos dalis.

Šešių milimetrų ilgio žmogaus embriono kylančioje bambinės kilpos dalyje arčiau bambos atsiranda pūslelės formos išsiplėtimas — aklosios žarnos pradžia.

Vėliau iš nusileidžiančiosios bambinės kilpos dalies vystosi plonosios žarnos tuščioji žarna (jejunum) ir didesnė dalis klubinės žarnos (ileum). Iš kylančiosios bambinės kilpos dalies vystosi mažesnė uodeginė klubinės žarnos dalis, akloji žarna, kylančioji ir skersinė gaubiančiosios žarnos dalys.

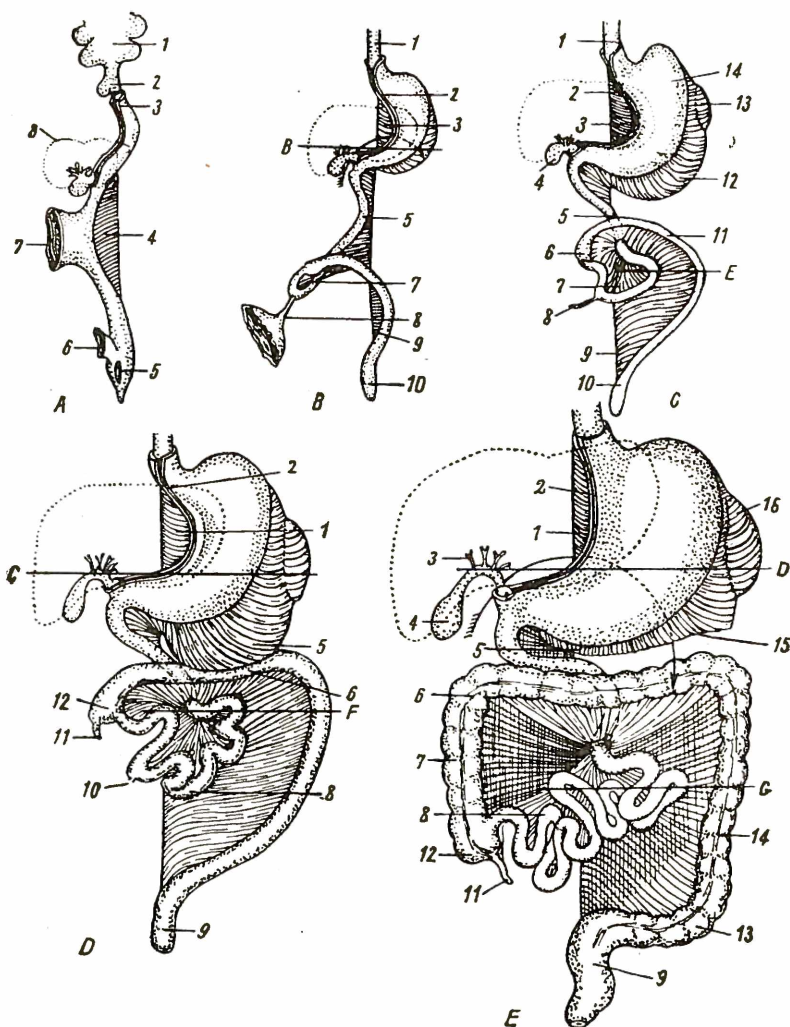
Ties bambinės kilpos viršūne trynio latakas (ductus omphaloentericus) jungia žarnas su trynio maišo liekanomis. Trynio latakas ir trynio maišo liekanos greit nyksta. Tačiau apie 2% suaugusių žmonių turi šio latako liekanas diverticulum ilei pavidalu.

Pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje pailgėjusi bambinė kilpa pradeda pasisukti priešinga laikrodžio rodyklės kryptimi (60 pav., *B, C*). Šio pirmojo pasisukimo išdavoje nusileidžiančioji bambinės kilpos dalis, vėliau sudaranti plonąsias žarnas, pereina į kairę pusę, o kylančiosios bambinės kilpos dalies viršutinis galas, kuris vėliau sudaro akląją žarną,— į dešinę (60 pav., *D, E*).

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio viduryje bambinės kilpos buvusi viršutinė, o dabar dešinioji dalis, sudaranti plonųjų žarnų pradžią, pradeda labai greitai ilgėti, susirango kilpomis ir sudaro plonąsias žarnas. Smarkiai ilgėdamos plonosios žarnos antrojo mėnesio pabaigoje tiesiog perpildo tada dar mažą pilvo ertmę ir dalis plonųjų žarnų kilpų išsiveržia į ekstraembrioninę celomo dalį, išsikišančią dar tada į virkštelę. Taip susidaro **embrioninė bambos išvarža**.

Bambos išvaržą sudariusios plonųjų žarnų kilpos dešimtąją žmogaus embriono vystymosi savaitę vėl grįžta į dabar jau padidėjusią pilvo ertmę. Tada ekstraembrioninė į virkštelę išsikišanti celomo ertmės dalis išnyksta. Kartais ji gali likti ir po gimimo ir sudaryti įgimtą bambos išvaržą (hernia umbilicalis congenita).

Išnykus embrioninei bambos išvaržai, trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje vyksta antroji žarnų pasisukimo fazė.



60 pav. Žmogaus žarnyno vystymosi schema (B. Petenas)

A, B, C, D, E — viena po kitos einančios žarnyno vystymosi stadijos: *A* — *1* — ryklė; *2* — plaučių užuomazga; *3* — skrandžio užuomazga; *4* — dorsalinis žarnyno pasaitas; *5* — kloaka; *6* — alantojis; *7* — trynio maišas; *8* — kepenų ribos; *B* ir *C* — *1* — stemplė *2* — omentum minus; *3* — dorsalinis skrandžio pasaitas; *4* — tulžies pūslė; *5* — plonoji žarna; *6* — akloji žarna; *7* ir *E* — plonųjų žarnų pasaitas; *8* — trynio maišo latakas į žarną; *9* — storųjų žarnų pasaitas; *10* — tiesioji žarna; *11* — colon transversum; *12* — omentum majus; *13* — blužnis *14* — skrandis; *B* linija — kepenų vartų aukštuma; *D* ir *E* — *1* — dorsalinis skrandžio pasaitas; *2* — nupiauto omentum minus kraštas; *3* — tulžies latakas; *4* — tulžies pūslė; *5* — omentum majus; *6* — colon transversum; *7* — colon ascendens; *8* — plonosios žarnos; *9* — tiesioji žarna; *10* — trynio maišo latako liekana; *11* — appendix; *12* — akloji žarna; *13* — colon sigmoideum; *14* — colon descendens; *15* — omentum majus piūvio kraštas; *16* — blužnis; *C* ir *D* linijos — kepenų vartų aukštuma (taškuota kreive nurodytos kepenų ribos); *F* ir *G* — žarnų pasaitai

Tada anksčiau buvusi uodeginė, o tuo metu jau kairioji, bambinės kilpos dalis, sudaranti storųjų žarnų pradžią, sukasi ratu iš kairės aukštyn ir iš pilvinės (ventralinės) pusės aplink plonąsias žarnas į dešinę žemyn. Dėl šito pasisukimo plonosios žarnos lieka pilvo ertmės viduryje, o storosios — apsilenkia aplink plonąsias lanku, užimdamos galutinę savo padėtį pilvo ertmėje. Po šio pasisukimo storosios žarnos vėl prisitvirtina prie pilvo ertmės sienelės.

Skrandžio pasisukimas į kairę vystymosi metu duoda kryptį dvylikapirštei žarnai pasisukti į dešinę. Dėl to vėliau atitinkamai vyksta ir kiti žarnų aukščiau nurodyti pasisukimai. Jei skrandis besivystydamas pasisuka į dešinę, tada dvylikapirštė žarna pereina į kairę, storųjų žarnų galas — akloji žarna — iš dešinės pereina į kairę, ir susidaro atvirkščioji vidurių padėtis (situs viscerum inversus).

Pirmojo bambinės kilpos pasisukimo metu pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje aklosios žarnos užuomazga pereina iš pilvo ertmės vidurio į kairę pusę žemiau blužnies. Tada storoji žarna sudaro tik distalinį colon transversum trečdalį ir colon descedens. Antrojo pasisukimo metu trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje akloji žarna slenka žemiau piliorinės skrandžio dalies pro ventralinę dvylikapirštės žarnos sienelę iš kairės pusės į dešinę ir apsistoja dešinėje pilvo ertmės pusėje žemiau kepenų. Tik vėliau, ketvirtąjį ir penktąjį nėštumo mėnesį, sparčiau augant storosios žarnos užuomazgai ilgyn tarp coecum ir colon transversum, akloji žarna nuslenka dešine pilvo ertmės puse žemyn į dešinę klubinę duobę (fossa iliaca). Kai akloji žarna yra dar aukštai, žemiau kepenų, tai storųjų žarnų yra tik nusileidžiančioji ir skersinė dalys. Vėliau, aklajai žarnai slenkant dešine pilvo ertmės puse žemyn ir tuo pačiu metu ilgėjant storosioms žarnoms, išsivysto kylančioji storųjų žarnų dalis. Tačiau kartais embrioninio vystymosi metu akloji žarna nenuslenka į dešinę klubinę duobę, bet pasilieka daugiau ar mažiau aukščiau dešinėje pilvo ertmės pusėje.

Kirmėlinė atauga (processus vermiformis) pradeda vystytis esant žmogaus embrionui 65—70 mm ilgio (T. Smirnova). Ji vystosi iš distalinio aklosios žarnos galo. Pradžioje ši atauga plačiai, kaip piltuvas, atsiveria į akląją žarną. Tik po gimimo kirmėlinė atauga griežčiau atsiriboja nuo aklosios žarnos.

Storųjų žarnų uodeginėje dalyje vystosi nusileidžiančioji (colon descendens), riestinė gaubiančioji (colon sigmoideum) ir tiesioji (rectum) žarnos. Colon sigmoideum greitai ilgėdama susilanksto S raidės forma. Embrioninio periodo antroje pusėje riestinė gaubiančioji žarna užima beveik pusę viso storųjų žarnų ilgio. Po gimimo pirmosiomis savaitėmis riestinė gaubiančioji žarna, besivystant kitoms žarnų dalims, įgyja normalų dydį. Išimtiniais atvejais po gimimo lieka nenormaliai didelė (kaip kad buvo embrioninio vystymosi metu) riestinė gaubiančioji žarna (megacolon).

Tiesioji žarna vystosi iš kloakos nugarinės (dorsalinės) dalies. Žmogaus tiesioji žarna besivystydama susilanksto ir tokia lieka. Visų kitų žinduolių ji lieka tiesi. Jau šeštąją nėštumo savaitę uodeginiame tiesiosios žarnos gale susidaro praplatėjimas— ampulla recti.

Išeinamoji anga (anus) susidaro išnykstant išeinamosios angos plėvei, kuri susiformuoja iš kloakinės membranos nugarinės dalies. Tačiau kartais išeinamoji anga gali likti neišsivysčiusi (atresia ani).

Visa žarnų vystymosi eiga anksčiau prasideda galvinėse žarnų dalyse ir vėliau — uodeginėse. Žarnų gaureliai (vili intestinales) anksčiausiai (4 cm ilgio embrione) atsiranda dvylikapirštėje žarnoje, vėliau — tuščiojoje ir dar vėliau — klubinėje. Jie yra kaip epitelio iškilimai, į kuriuos įauga mezenchima.

Žarnų gaureliai vystosi ir storosiose žarnose. Ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį žarnų gaurelių yra ir plonosiose, ir storosiose žarnose (J. Masevičius). Vėliau storosiose žarnose jie nyksta, ir embrioninio vystymosi pabaigoje jų čia jau nėra.

Žarnų kriptų užuomazgos susidaro kaip epitelio pumpurai tarp žarnų gaurelių. Šie epiteliniai pumpurai auga gilyn į poepitelinę mezenchimą, juose atsiranda spindis ir taip vystosi žarnų kriptos.

Šeštąją-septintąją nėštumo savaitę žarnų epitelis auga taip greitai, kad vietomis, ypač dvylikapirštės žarnos ir storosios nusileidžiančiosios žarnos srityse, uždaro žarnos spindį. Bet greitai tokių vietų centrinės epitelinės ląstelės nyksta, susidaro atskiros ertmės, kurios susijungia, sudarydamos vėl vieną bendrą žarnos spindį.

Jei šios susidariusios epitelinės žarnų užtvaros daugiau ar mažiau neišnyksta, tada tose vietose lieka arba visiškai uždaras žarnos spindis (atresia), arba spindžio susiaurėjimas (stenosis).

Ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį žarnų gleivinėje pradeda atsirasti limfiniai folikulai, o penktąjį — Pejerio plokštelės.

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje pradeda susidaryti vidinis žiedinis žarnų raumenų sluoksnis, o antrojo mėnesio viduryje — išorinis išilginis. Žarnų gleivinės raumenų sluoksnis pradeda vystytis trečiojo mėnesio pabaigoje.

Penkių centimetrų ilgio embrione jau pastebėta žarnų peristaltika.

Iki trijų mėnesių embriono žarnos yra tuščios. Ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį iš besivystančių kepenų jau pradeda patekti į žarnas tulžis. Be to, čia patenka žarnų liaukų sekretas, atkrintančios žarnų epitelio ląstelės. Vėliau dar prisideda prarytas amniono vanduo su lanugo, epidermio ląstelėmis, vernix caseosa. Visos šios į žarnas patekusios masės sudaro embrioninį žarnų turinį — meconium.

Kepenys

Kepenys pradeda vystytis 3—5 mm ilgio žmogaus embrione, kai pirminė žarna dar plačiai jungiasi su trynio maišu ir galviniame jos gale dar yra žiauninės kišenės. Tada žemiau žiaunų iš pirminės žarnos pradeda susidaryti plaučių užuomazga, žemiau jos — skrandžio užuomazga, o žemiau pastarosios — kepenų užuomazga. Kepenų užuomazgos susidarymo vietoje pirminės žarnos ventralinės sienelės epitelio ląstelės pasidaro aukštesnės, ir tuo būdu susiformuoja aukštesnio epitelio laukelis — kepenų laukelis. Greitai šis kepenų laukelis išlinksta kaip kišenė į ventralinį žarnų pasaitą (mesenterium) ir čia sudaro kišenės formos kepenų užuomazgą. Kranialiai nuo šios kepenų užuomazgos ventralinis žarnų pasaitas vėliau išplinta horizontaliai, sudarydamas skersinę celomo pertvarą *(septum transversum)*, iš kurios vystosi dangos (diafragma). Vėliau kišenės formos kepenų užuomazga šakojasi į kranialinę ir kaudalinę šakas. Kranialinė šaka, augdama toliau į ventralinio žarnų pasaito jungiamąjį audinį, jame suskyla epitelinėmis sijomis, kurios toliau išsišakodamos sudaro kepenų sijas. Tarp šių sijų vystosi sinusinio tipo kepenų kraujagyslių kapiliarai, o pačiose sijose — tulžies kapiliarai.

Kaudalinė kepenų užuomazgos šaka, įaugusi į ventralinį mesenterium žemiau besivystančių kepenų, sustorėja, jos spindis antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje praplatėja, ir taip iš jos vystosi tulžies pūslės ir jos latako (ductus cysticus) epitelis. Iš bendro kranialinės ir kaudalinės šakų kamieno atsiranda bendrojo tulžies latako (ductus choledochus) epitelis.

Virš epitelio esantieji kepenų išvedamųjų latakų sluoksniai susidaro iš mezenchimos.

Iš mezenchimos ląstelių, pasiskirsčiusių tarp kepenų sijų epitelio, jau nuo pat kepenų epitelinių sijų vystymosi pradžios pradeda susidaryti kraujo ląstelės. Šis kraujo ląstelių vystymasis kepenyse vyksta iki septintojo nėštumo mėnesio, o vėliau — nyksta. Tačiau ir po gimimo (bet kurio amžiaus žmogui), esant tam tikroms sąlygoms, kepenyse gali vėl pradėti vystytis kraujo ląstelės.

Nepaisant to, kad naujagimio kepenys savo svoriu (lyginant su viso kūno svoriu) yra dukart didesnės už suaugusiojo kepenis, per pirmuosius tris mėnesius po gimimo jos dar nėra prisitaikiusios savo funkcijoms.

Kasa

Kasa vystosi iš dviejų užuomazgų — ventralinės ir dorsalinės,— kurios susidaro 3—5 mm ilgio žmogaus embrione iš dvylikapirštės žarnos entoderminio epitelio greta kepenų užuomazgos. Dorsalinė kasos užuomazga auga kaip epitelinė kišenėlė

į dorsalinį mesenterium ir ten šakojasi. Iš šios kasos užuomazgos vystosi galvinė kasos galvos dalis, kasos kūnas ir uodega.

Ventralinė kasos užuomazga visada mažesnė už dorsalinę. Kartais pradžioje ji būna porinė. Tokiais atvejais tik dešinioji jos pusė lieka ir vystosi, o kairioji — anksti išnyksta. Kairioji kasos užuomazgos pusė prie dvylikapirštės žarnos sienelės būna susirišusi su kepenų užuomazga. Kai skrandžio pasisukimo metu dvylikapirštė žarna pasisuka į dešinę, tai ventralinė kasos užuomazga pradžioje pasisuka į dešinę, o vėliau — į dorsalinę pusę. Tada ventralinė kasos užuomazga priartėja prie dorsalinės ir antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje su ja susijungia. Iš ventralinės kasos užuomazgos vystosi tik uodeginė kasos galvos dalis.

Dorsalinės ir ventralinės kasos užuomazgų latakai susijungę sudaro vieną bendrą kasos lataką (ductus pancreaticus). Šio latako dalis kasos galvos srityje vystosi iš ventralinės kasos užuomazgos, o žymiai didesnė jo dalis kasos kūno ir uodegos srityje — iš dorsalinės. Kasos galvos srityje paprastai išlieka dorsalinės kasos užuomazgos latako atskira dalis kaip priedinis latakas, kuris gali atskirai išeiti į dvylikapirštę žarną.

Kasos vystymosi metu jos entoderminis epitelis sudaro vis naujus epitelinius pumpurus, kuriuose atsiranda spindis ir kurie tuo būdu tampa alveolėmis.

Ketvirtąjį nėštumo mėnesį iš tų pačių entoderminių ląstelių, iš kurių vystosi egzokrininė kasos dalis — alveolės, pradeda vystytis endokrininė kasos dalis — Langerhanso salelės. Šios salelės susidaro atsiskyrus iš kasos užuomazgų epitelinių ląstelių išsišakojančių pumpurų ląstelių grupėms, kurios vėliau suartėja ir tarp kurių vystosi kraujagyslių kapiliarai. Galutinė salelių struktūra susiformuoja tik po gimimo.

Žarnų pasaitai *(mesenterium)*

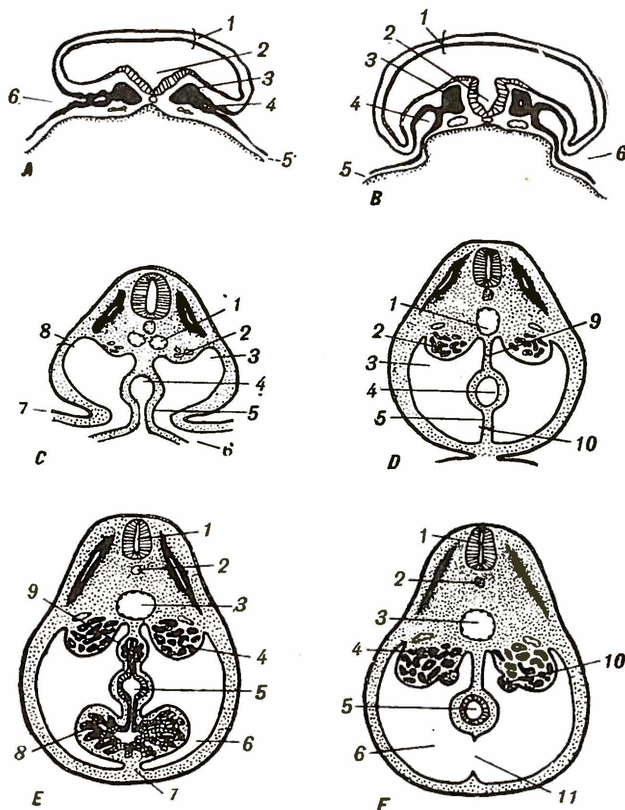
Pradžioje žarna prie kūno ertmės sienelės būna prisitvirtinusi dorsaliniu ir ventraliniu pasaitu (61 pav.). Dorsalinis pasaitas ir vėliau pasilieka per visą žarnyno ilgį, o ventralinis pasaitas žemiau bambos anksti išnyksta ir lieka tik aukščiau bambos.

Žarnų pasaitus sudaro splanchnopleuros raukšlė, pro kurią į žarnyną ateina kraujagyslės, limfagyslės ir nervai.

Dorsalinis pasaitas, pagal tai, su kokia žarnyno dalimi jis surištas, skiriasi į mesogastrium, mesoduodenum ir mesenterium (62 pav.).

Dorsalinis mesogastrium, kuris nuo pat pradžios rišasi su skrandžio didžiąja kreive, pasisukant skrandžiui, pasisuka iš sagitalinės į frontalinę padėtį. Tada už skrandžio susidaro niša — bursa omentalis, kurios priekinę sienelę dabar sudaro dorsalinė skrandžio sienelė, o užpakalinę — dorsalinis mesogastrium.

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje kaudalinis dorsalinio mesogastrium kraštas, esantis prie skrandžio didžiosios kreivės, pradeda greitai augti ir kaip raukšlė leidžiasi žemyn nuo skrandžio didžiosios kreivės colon transversum ir plonųjų



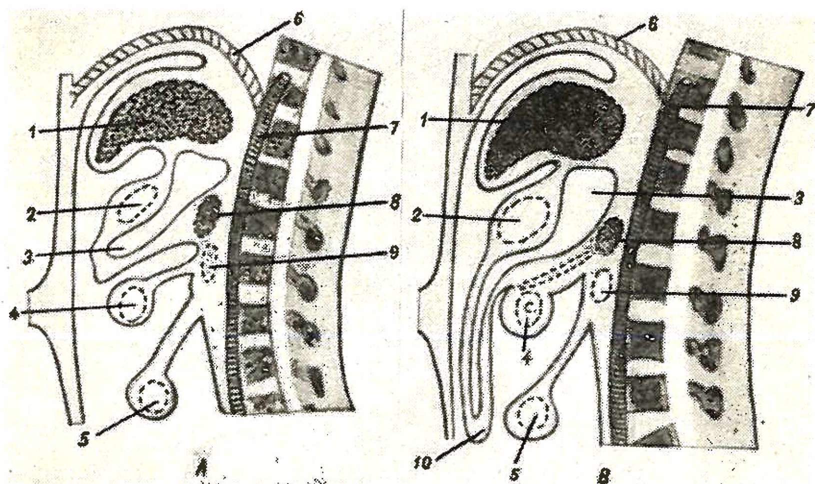
61 pav. Kūno ertmių ir žarnų pasaitų vystymosi ankstyvosios stadijos (B. Petenas)

A ir *B* — *1* — amniono sienelė; *2* — nervinė vagelė; *3* — mezodermos segmentas; *4* — embrioninis celomas; *5* — trynio maišo sienelė; *6* — ekstraembrioninis celomas; *C* ir *D* — *1* — dorsalinė aorta; *2* — mesonephros; *3* — embrioninis celomas; *4* — žarna; *5* — splanchnopleura; *6* — ekstraembrioninis celomas; *7* — amnionas; *8* — somatopleura; *9* — dorsalinis žarnų pasaitas; *10* — ventralinis žarnų pasaitas; *E* ir *F* — *1* — nervinis vamzdelis; *2* — chorda dorsalis; *3* — dorsalinė aorta; *4* — mesonephros; *5* — žarna; *6* — celomas; *7* — ventralinis kepenų raištis; *8* — kepenys ventraliniame žarnų pasaite; *9* — kasa dorsaliniame žarnų pasaite; *10* — lytinės liaukos užuomazga; *11* — celomas

žarnų ventraliniu paviršiumi sudarydamas didžiąją taukinę (omentum majus) (žr. 62 pav., *B*). Tuo būdu didžioji taukinė pradžioje susidaro kaip kišenė su ventraline ir dorsaline sienele. Prieš gimimą abi šios taukinės sienelės pradeda tarpusavyje

suaugti į vieną plokštelę, kurioje vėliau vystosi riebalinis audinys. Besivystydama didžioji taukinė susiriša su colon transversum ir tuo būdu suriša su colon transversum skrandžio didžiąją kreivę.

Dorsalinė bursa omentalis sienelė, kurią sudaro mesogastrium dorsale, vėliau iš naujo prisitvirtina prie pilvo ertmės dorsalinės sienelės. Kadangi į tos vietos mesogastrium dorsale įauga dalis besivystančios kasos, tai, prisitvirtinant šiam mesogastrium prie



62 pav. Žarnyno pasaitų vystymasis. Schema (H. Bėnigas)

A — ankstesnė, *B* — vėlesnė vystymosi stadijos: *1* — kepenys; *2* — skrandis; *3* — bursa omentalis; *4* — colon transversum; *5* — plonoji žarna; *6* — diafragma; *7* — aorta abdominalis; *8* — kasa; *9* — dvylikapirštė žarna; *10* — omentum majus

pilvo ertmės dorsalinės sienelės, ir kasos šios dalies pradžioje buvusi dešinioji, o dabar dorsalinė pusė taip pat prisitvirtina prie pilvo ertmės dorsalinės sienelės. Anksčiau buvusi kairioji, o dabar ventralinė kasos pusė lieka padengta pilvaplėve.

Skrandžio pasisukimo metu pasisukus dvylikapirštei žarnai į dešinę, mesoduodenum dorsale iš naujo prisitvirtina dešinėje pusėje prie pilvo ertmės dorsalinės sienelės. Taigi dvylikapirštė žarna lieka toje vietoje nepaslankiai fiksuota.

Didesnė kasos dalis, prisitvirtinant mesoduodenum dorsale prie pilvo ertmės dorsalinės sienelės, irgi lieka čia pritvirtinta.

Plonųjų ir storųjų žarnų pasaitai, vykstant šių žarnų pirmajam ir antrajam pasisukimams, pasisuka 180°: pradžioje iš sagitalinės į horizontalinę, o paskui vėl į sagitalinę padėtį. Susidarant plonųjų žarnų kilpoms, dorsalinis jų pasaitas susiraukšlėja, žymiai pailgėja ir iš naujo prisitvirtina prie pilvo ertmės dorsalinės sienelės. Šio prisitvirtinimo linija eina nuo flexura duodenojejunalis įstrižai žemyn į dešinę iki colon ascendens pradžios.

Antrojo embrioninio žarnų pasisukimo metu, kai akloji žarna iš kairės pusės pro piliorinės skrandžio dalies apačią ir dvylikapirštės žarnos priekinę pusę pereina į dešinę pusę ir čia leidžiasi žemyn, drauge su minėtosiomis storosiomis žarnomis pasisuka ir jų dorsalinis pasaitas. Po šio pasisukimo ketvirtojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje storosios žarnos prisitvirtina galutinėje savo vietoje prie pilvo ertmės dorsalinės sienelės. Tada mesocolon ascendens et descendens išnyksta, o mesocolon transversum suauga su mesogastrium dorsale ir dvylikapiršte žarna, kurią jis dengia susikryžiavimo su ja vietoje.

Colon sigmoideum srityje dorsalinis pasaitas pasilieka. Ventraliniame stemplės srities pasaite vystosi plaučiai.

Į ventralinį skandžio srities pasaitą, čia jau vadinamą mesogastrium, įauga besivystydamos kepenys ir toliau didėdamos jį beveik visą užpildo. Iš ventralinio mesogastrium tarp skrandžio ir kepenų lieka omentum minus, o tarp kepenų ir priekinės pilvo sienelės — ligamentum falciforme hepatis. Pastarasis siekia iki bambos, ir jo kaudaliniu laisvu kraštu embrioninio vystymosi metu eina bambinė vena (v. umbilicalis), kuri po gimimo išnyksta.

Pasisukant skrandžiui, omentum minus iš sagitalinės padėties pereina į frontinę padėtį ir drauge su skrandžiu iš priekio dengia bursa omentalis, į kurią iš pilvo ertmės lieka įėjimas pro foramen epiploicum.

ŽMOGAUS KŪNO ERTMIŲ VYSTYMASIS

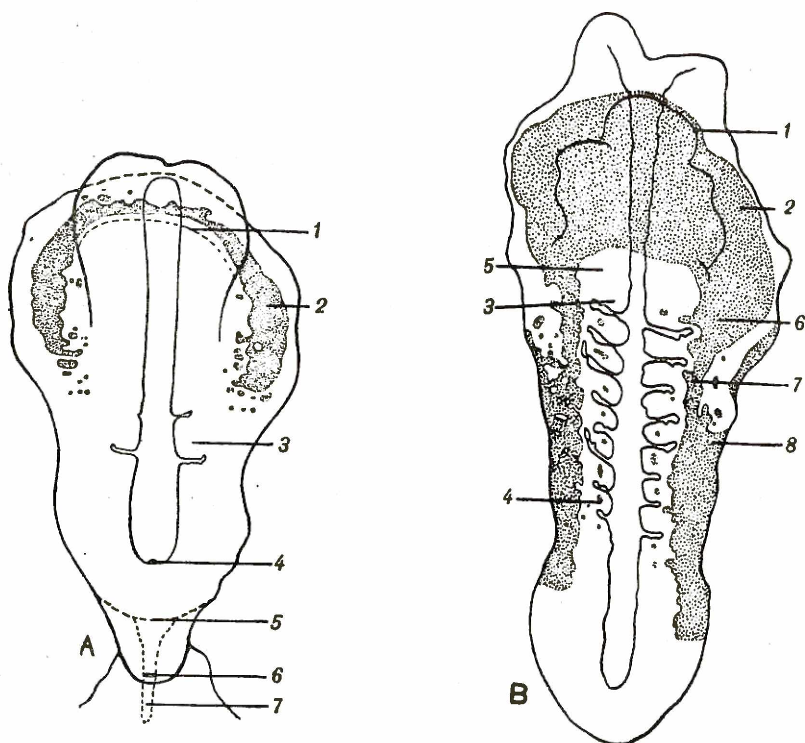
Pirminė kūno ertmė — celomas — susidaro susijungiant mezodermoje atsirandančioms ertmėms.

Anksčiausia atsiranda pirminė širdiplėvės, arba perikardo, ertmė. Ji atsiranda dar prieš mezodermos segmentų susidarymo pradžią embriono galvinio galo mezodermoje, kaip nedidelis mezodermos plyšelis. Žmogaus embriono 1—2 segmentų susidarymo metu perikardo ertmė sudaro jau dvi šonines ertmes, kurios tarpusavyje jungiasi. Tada perikardo ertmė užima trečdalį embriono ilgio ir visa yra kranialiai nuo pirmųjų segmentų (63 pav.).

Vėliau, kaudaliai vystantis vis naujiems mezodermos segmentams, šoninės, nesegmentuotos, mezodermos dalys suskyla į vidinį ir išorinį mezodermos lapelį (splanchnopleura et somatopleura). Tarp splanchnopleuros ir somatopleuros abiejose embriono pusėse pradeda susidaryti embriono kūno ertmės, į kurias savo kaudaliniais galais dabar pereina pirminė embriono perikardo ertmė. Taip susidaro viena bendra embriono kūno ertmė — celomas, kurio kranialinį galą sudaro pirminė perikardo ertmė, kaudaliai pereinanti į dvi šonines kūno ertmes, atskirtas viena nuo kitos pirmine žarna ir jos ventraliniu bei dorsaliniu pasaitais.

Ilgėjant embrionui, pirminės žarnos galvinis galas, žiaunų sritis, išsikiša kranialiai pro celomo galvinį galą.

Širdies vamzdelis, įsiterpdamas pradžioje lyg raukšlė iš dorsalinės pusės į kranialinę celomo dalį, fiksuojasi prie šios ertmės dorsalinės sienelės su pagalba mesocardium dorsale. Širdžiai greitai augant (3 mm ilgio žmogaus embrione), ją supantis



63 pav. Žmogaus embriono embrioninių kūno ertmių vystymasis (M. Klara)

A — žmogaus embriono, turinčio vieną mezodermos segmentų porą, kūno ertmių vystymasis: *1* — priekinis pirminės žarnos galas; *2* — perikardo ertmė; *3* — mezodermos segmentas; *4* — canalis neurentericus; *5* — užpakalinis pirminės žarnos galas; *6* — kloakos membrana; *7* — alantojis; *B* — žmogaus embriono, turinčio aštuonias mezodermos segmentų poras, kūno ertmės: *1* — širdies užuomazga; *2* — perikardo ertmė; *3* — pirmoji mezodermos segmentų pora; *4* — aštuntoji mezodermos segmentų pora; *5* — mezoderma; *6* — pleuros ertmės užuomazga; *7, 8* — pilvo ertmė

galvinis celomo galas greit plečiasi, sudarydamas pleuroperikardo ertmę, o uodeginis, supantis pirminę žarną,— dar lieka žymiai mažesnis.

Ventralinis žarnyno pasaitas prie pleuroperikardo ertmės uodeginio galo plečiasi horizontaliai, nes čia ventraliniu žarnų pasaitu link uodeginio širdies galo eina tryninės venos (vv. omphalomesentericae), bambinės venos (vv. umbilicales) ir kardinalinių venų kamienai (ductus Cuvieri). Šioje vietoje iš

horizontaliai besiplečiančio ventralinio žarnų pasaito susidaro skersinė celomo pertvara — *septum transversum*. Ji skiria kranialiai nuo jos esančią pleuroperikardo ertmę nuo kaudaliai esančios pilvo ertmės (peritoneum). Tada ventralinis žarnų pasaitas padalijamas į dvi dalis. Galvinė jo dalis sudaro skersinę pertvarą (septum transversum), uodeginė — ligamentum falciforme hepatis ir omentum minus. Uodeginėje dalyje būna kepenys. Į skersinę pertvarą remiasi uodeginis (kaudalinis) širdies galas.

Tačiau skersinė pertvara ne visai atskiria pleuroperikardo ertmę nuo pilvo ertmės. Dorsalinis skersinės pertvaros kraštas lieka laisvas. Už šio krašto iš abiejų mesenterium dorsale pusių lieka angos (*ductus pleuroperitoneales*), pro kurias pleuroperikardo ertmė susisiekia su pilvo ertme. Vėliau ties šiomis angomis nuo dorsalinių celomo ertmės sienelių auga raukšlės, kurios, antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje, pasiekusios skersinės pertvaros laisvąjį dorsalinį kraštą, su juo susijungia, taip pat susijungia ir su mesenterium dorsale. Tuo būdu susidaro uždaros dangos, skiriančios pleuroperikardo ertmę nuo pilvo ertmės.

Į pleuroperikardo ertmę iš dorsalinės pusės besivystydama įsikiša širdis su savo dorsaliniu mezokardu, ties kuriuo yra virškinamojo trakto galvinis galas. Iš pastarojo išauga kaip kišenėlė kvėpavimo organų užuomazga. Besivystydamas kvėpavimo aparatas skverbiasi nuo virškinamojo trakto ventralinės sienelės ventraliai į dorsalinį mezokardą. Dorsalinio mezokardo sienelės sudaro pleuroperikardo ertmės sienelių tęsinį. Besivystydami plaučiai išplečia dorsalinį mezokardą į šalis, ir juos padengia dorsalinio mezokardo paviršių sudaranti pleuroperikardo ertmės sienelė. Augdami plaučiai vis labiau įsikiša į pleuroperikardo ertmę. Iš plaučių paviršių dengiančios pleuroperikardo sienelės vystosi viscerinė pleura.

Perikardo ertme nuo pleuros ertmės pradeda atsiskirti keičiantis kardinalinių venų kamienų krypčiai. Pradžioje šie kamienai eina skersinės pertvaros audiniais iš lateralinių pusių medialiai link veninio, tada dar kaudalinio, širdies galo. Ties jais nuo skersinės pertvaros galvinio paviršiaus kranialine kryptimi į pleuroperikardo ertmę pradeda iškilti abiejose pusėse po vieną pleuroperikardo raukšlę.

Širdies vamzdeliui vėliau linkstant į kilpą, širdies veninis galas pakyla dorsokranialiai. Dėl to keičiasi ir kardinalinių venų bendrų kamienų kryptis. Šie kamienai link širdies veninio galo dabar jau turi eiti ne tiesiai iš lateralinių pusių medialiai, kaip jie lig šiol ėjo, bet iš lateralinių pusių medialiai ir kartu kranialiai, beveik lygiagrečiai su stuburu. Todėl ties šiais veniniais kamienais esančios pleuroperikardo raukšlės dabar pasidaro aukštos. Jos kyla nuo skersinės pertvaros kranialinio paviršiaus kranialiai iki dabar aukščiau jau esančio širdies veninio galo, iš kurio paskui vystosi prieširdžiai. Vėliau pleuroperikardo raukšlės vis labiau artėja laisvaisiais medialiniais kraštais link vidurinės linijos ir

pagaliau suauga viena su antra ir su dorsaliniu mezokardu. Tuo būdu dorsaliai nuo širdies iš lig šiol buvusių pleuroperikardo raukšlių susidaro frontinė pleuroperikardo pertvara, atskirianti perikardo ertmę, liekančią ventraliai nuo šios pertvaros, nuo abiejų pleuros ertmių, esančių dorsaliai nuo šios pertvaros.

Dangos, kaip ir širdis, pradeda vystytis būsimojo kaklo srityje. Todėl raumenys ir nervai įauga į dangas iš 3—5 kaklo segmentų. Vėliau besivystydami plaučiai ir širdis slenka kaudaliai. Į viršutinių juosmens segmentų sritį kartu nuslenka ir dangos. Šį jų slinkimą paseka ir nervai (nervi phrenici).

KVĖPAVIMO ORGANŲ SISTEMOS VYSTYMASIS

Kvėpavimo organai pradeda vystytis 3 mm ilgio žmogaus embrione. Tada pirminės žarnos ventralinėje sienelėje kaudaliau ketvirtojo žiaunų lanko iš vidaus atsiranda sagitalinė vagelė. Vėliau ši vagelė gilėja, iš jos susidaro entoderminio epitelio kišenė, kuri auga į ventraliai nuo pirminės žarnos esančią mezenchimą kaudaline kryptimi. Iš šitos entoderminės kišenės vystosi gerklų, trachėjos ir plaučių epitelis (64 pav.). Iš šonų susidarančios vagos, gilėdamos iš kaudalinio galo kranialiai, atskiria šią kvėpavimo organų užuomazgos kišenę nuo besivystančios stemplės.

Aplink angą, vedančią iš pirminės žarnos į kvėpavimo organų užuomazgos kišenę, penktąją embrioninio vystymosi savaitę susidaro vedeginių kremzlių (cartilagines arytaenoideae) užuomazgos, o šeštąją — ir antgerklio (epiglotis) užuomazga. Tuo metu greitai augantis kvėpavimo organų entoderminis epitelis būsimųjų gerklų srityje uždaro spindį panašiai, kaip tuo pat laiku greitai augantis žarnyno epitelis uždaro vietomis žarnų spindį. Toliau besivystančių gerklų spindį užpildantis epitelis nyksta, ir spindis atsidaro. Vėliausiai jis atsidaro būsimųjų balso raukšlių srityje. Balso raukšlės pradeda vystytis trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio viduryje. Atsidarant gerklų spindžiui, epitelis tampa daugiaeiliu virpamuoju su taurinėmis ląstelėmis. Tik balso raukšlių srityje, pradėjus joms vystytis, daugiaeilis virpamasis epitelis greit pavirsta daugiasluoksniu plokščiuoju epiteliu.

Gerklų kremzlės, raumenys ir jungiamasis audinys vystosi iš 3, 4 ir 5 žiauninių lankų mezenchimos.

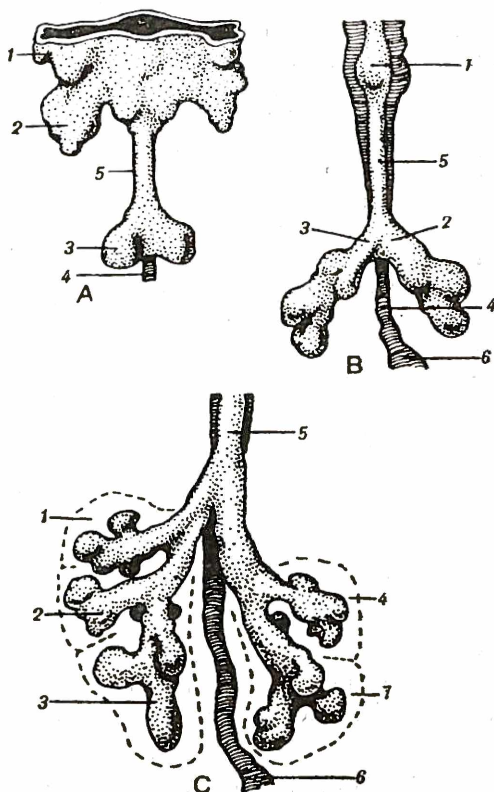
Embriono ir naujagimio gerklos yra palyginti didesnės negu suaugusiojo. Nuo 5—6 amžiaus metų gerklų augimas sustoja iki lytinio brendimo. Prasidedant lytiniam brendimui, gerklos vėl auga: vyrų žymiai daugiau negu moterų. Vyrų gerklos ypač išauga sagitaline kryptimi, dėl ko žymiai pailgėja balso raukšlės.

Embriono gerklos yra aukštai, o vėliau ne tik embrioninio vystymosi metu, bet ir po gimimo visą amžių jos pamažu slenka žemyn, kaudaliai.

Besivystančios trachėjos spindis pradžioje mažas dėl daugiaeilio aukšto prizminio epitelio. Vėliau spindis platėja ir epitelis

įgauna galutinę savo formą — tampa žemesnis, daugiaeilis, prizminis, virpamasis su taurinėmis ląstelėmis. Mezenchiminės kremzlinių trachėjos žiedų užuomazgos susidaro pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje, o jų sukremzlėjimas prasideda antrojo mėnesio pabaigoje pirma kranialiniame gale, paskui eina kaudaliai.

Kvėpavimo organų užuomazgos entoderminės kišenės distalinis galas sudaro plaučių užuomazgą, kuri jau nuo pat savo susidarymo pradžios dalijasi į dvi šakas — dešiniąją ir kairiąją. Šios šakos pradžioje yra tik kaip epiteliniai pumpurai, o vėliau ilgėja ir šakojasi. Dešinioji šaka, sudaranti dešiniojo plaučio užuomazgą, auga įstrižai dorsokaudaliai, kairioji, sudaranti kairiojo plaučio užuomazgą, — beveik horizontaliai kairėn ir nuo pat pradžios yra mažesnė už dešiniąją. Vėliau dešinioji šaka šakojasi į tris šakas, kurios sudaro dešiniosios plaučių pusės trijų skilčių pradžią. Kairioji šaka skyla į dvi šakas, sudarančias kairiosios plaučių pusės dviejų skilčių pradžią. Vėliau šios pradinės plaučių šakos, sudarančios plaučių didžiųjų bronchų pradžią, auga ir kartotinai šakojasi. Tuo būdu iki šeštojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigos susidaro plaučių bronchų išsišakojimai ir tada labai greit pradeda vystytis smulkiųjų bronchų galuose kubiniu epiteliu išklotos pūslelės — alveolės. Septintąjį mėnesį alveoles supančioje mezenchimoje labai greit vystosi tankus kraujagyslių kapiliarų tinklas.



64 pav. Plaučių vystymasis (M. Klara)

A — *4* mm ilgio žmogaus embriono plaučių užuomazga: *1* — ketvirtoji entoderminė žiaunų kišenė; *2* — ultimobranchialinis kūnas; *3* — dešiniosios plaučių pusės užuomazga; *4* — stemplė; *5* — trachėja; *B* — 6,7 mm ilgio žmogaus embriono plaučių užuomazga: *1* — gerklos; *2* — kairioji plaučių pusė; *3* — dešinioji plaučių pusė; *4* — stemplė; *5* — trachėja; *6* — skrandis; *C* — 10 mm ilgio žmogaus embriono plaučių užuomazga: *1* — dešiniosios plaučių pusės viršutinės skilties užuomazga; *2* — dešiniosios plaučių pusės vidurinės skilties užuomazga; *3* — dešiniosios plaučių pusės apatinės skilties užuomazga; *4* — kairiosios plaučių pusės viršutinės skilties užuomazga; *5* — trachėja; *6* — skrandis; *7* — kairiosios plaučių pusės apatinės skilties užuomazga

Tolesnė plaučių alveolių vystymosi eiga dar galutinai neištirta. Ją tyrė daugelis autorių, bet skirtingai aiškino. Vieni (A. Polikardas, M. Klara) nurodo, kad tolesnio alveolių vystymosi metu ties kraujagyslių kapiliarais esančios entoderminio alveolių epitelio ląstelės išnyksta, o lieka tik ties kapiliarų tarpais. Kiti (S. Ščelkunovas, J. Volfas, H. Bėnigas ir kt.) nurodo, kad entoderminis alveolių epitelis visą laiką lieka jas išklojančiu ištisai, bet po gimimo, prasidėjus kvėpavimui, ties kapiliarais esančios alveolių epitelio ląstelės visiškai suplokštėja ir netenka branduolio, o tarp kapiliarų entoderminės alveolių epitelio ląstelės lieka mažiau plokščios, su branduoliu. Šią antrąją pažiūrą remia ir tas faktas, kad suaugusio žmogaus nefunkcionuojančiose plaučių alveolėse atelektazės metu pasirodo alveoles ištisai išklojantis epitelis.

Besivystydami plaučiai auga iš dorsalinės pusės į dorsalinį mezokardą, ventraliai nuo stemplės ir dorsaliai nuo širdies. Didėdami plaučiai plečia dorsalinį mezokardą į šonus į pleuroperikardo ertmę ir dorsalinis mezokardas čia dengdamas besivystančių plaučių paviršių sudaro plaučius dengiančią pleurą. Įsikišdami į pleuroperikardo ertmę, plaučiai užima šios ertmės dorsalines dalis, kurios vėliau išsivystančia pleuroperikardo pertvara atsiskiria nuo ventraliai liekančios perikardo ertmės ir sudaro pleuros ertmes. Tarp pleuros ertmių lieka tarpusienis (mediastinum), kuriame toliau vystosi užkrūčio liauka, aorta, stemplė ir jas lydintieji nervai.

Plaučių kraujagyslės plaučių užuomazgą pasiekia 7 mm ilgio žmogaus embrione. 3 cm ilgio žmogaus embrione jau yra išsivystę pagrindiniai plaučių arterijos ir plaučių venų kamienai. Plaučių alveolių sienelėse kapiliarų tinklas vystosi septintąjį embrioninio vystymosi mėnesį.

MEZODERMINĖS KILMĖS ORGANŲ VYSTYMASIS

Mezoderma pradžioje kaip ir ektoderma bei entoderma būna sudaryta iš vienų labai prisiglaudusių viena prie kitos epitelinio pobūdžio ląstelių. Entodermos ląstelės ir vėliau lieka epitelinėmis. Iš ektodermos vystosi epitelis, nervų sistemos, o dalinai ir raumenų sistemos elementai. Mezodermos ląstelės anksti skiriasi į mezoderminio epitelio ląsteles, turinčias ir toliau epitelines savybes, ir mezodermines ląsteles, įgaunančias ataugas ir sudarančias mezenchimos tinklą. Tačiau mezenchimos susidaryme dalyvauja iš dalies ir ektodermos ląstelės.

Iš mezoderminio epitelio vystosi inkstų ir jų išvedamųjų latakų epitelis, lytinių liaukų paviršiaus ir jų išvedamųjų latakų epitelis, kūno ertmių ir antinksčių žievės epitelis.

Iš mezenchiminių mezodermos ląstelių vystosi visos paraminio audinio rūšys, sąnarinės ertmės ir gleiviniai maišeliai (bursae), raumenys, visa kraujotakos sistema, blužnis, limfiniai mazgai ir limfagyslės.

SKELETO VYSTYMASIS

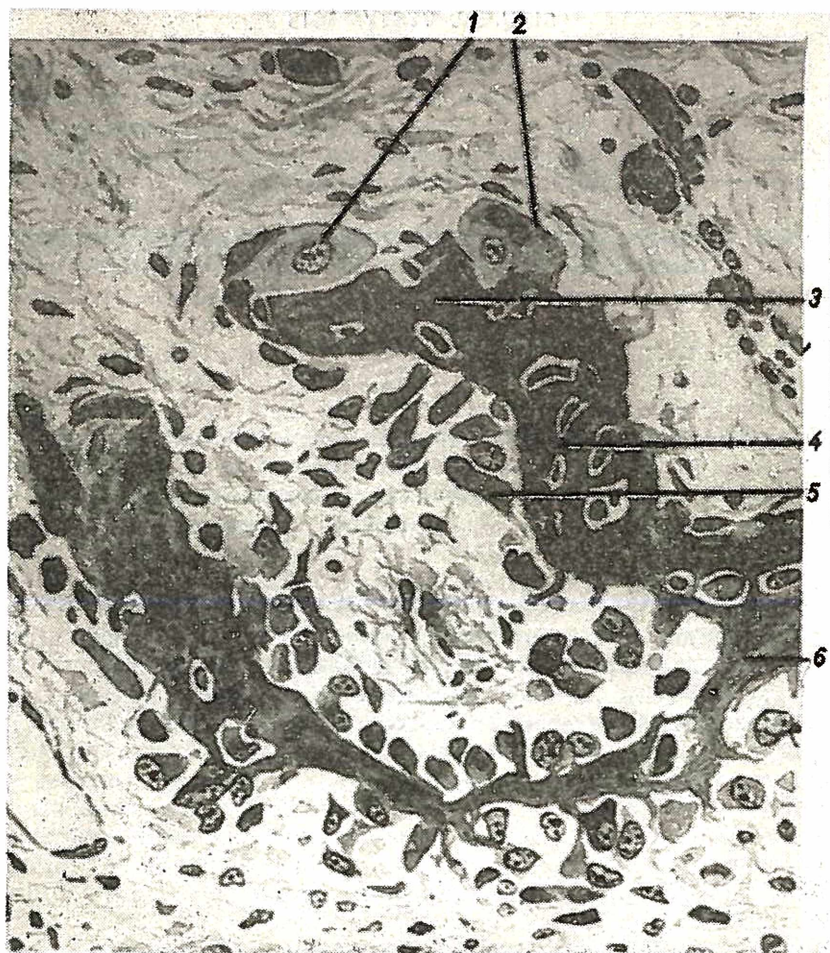
Skeleto vystymasis prasideda antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį, tęsiasi visą nėštumo laikotarpį ir po gimimo. Vieni kaulai vystosi tiesiog iš mezenchimos. Tai kaukolės skliauto ir veido kaulai. Kitų kaulų vystymosi (osteogenezės) pradžioje iš mezenchimos atsiranda hialininė kremzlė, sudaranti kaulo formą, o vėliau ši kremzlė auga ir kaulėja.

Raktikaulio vystymasis yra lyg tarpinis tarp aukščiau minėtųjų kaulų vystymosi dviejų būdų, nes vidurinė jo dalis susidaro tiesiog iš mezenchimos, o galai besivystydami pereina hialininės kremzlės stadiją.

Vystantis kaului tiesiog iš mezenchimos, būsimojo kaulo užuomazgos vietoje mezenchiminės ląstelės, ypač kraujagyslių pasieniais, greičiau dauginasi, netenka ataugų, tampa osteoblastais. Pastarieji aplink save gamina neląstelinę amorfinę kaulinę medžiagą, kurioje vystosi įvairių krypčių kolageninės skaidulos. Vėliau taip besivystančio kaulo neląstelinėje medžiagoje susikaupia kalcio druskų, vyksta jos kaulėjimas. Osteoblastai lieka šioje medžiagoje kaip kaulo ląstelės, osteocitai. Taip susidaro pradinis kaulėjimo židinys (65 pav.). Vėliau iš šio židinio tokiu pačiu būdu įvairiomis kryptimis vystosi naujos kaulo sijos, o tarp jų pasilikusios kraujagyslės su mezenchiminėmis ląstelėmis sudaro kaulų čiulpus. Vėliau taip besivystančio kaulo paviršiuose tokiu pat būdu vystosi paviršinės kaulo plokštelės. Todėl taip išsivystęs kaulas savo paviršiuose turi kompaktines kaulo plokšteles ir tarp jų spongiozinį kaulą. Didesnieji kaulai vystosi iš kelių kaulėjimo židinių, kurie vėliau susijungia.

Kaului vystantis per hialininės kremzlės stadiją, pradžioje iš mezenchimos vystosi hialininė kremzlė, sudaranti pradinį būsimojo kaulo modelį. Vėliau šis kremzlinis kaulo modelis, augant kremzlei, didėja. Jo paviršiuje esanti mezenchima sudaro aplink jį tankesnį mezenchimos sluoksnį — antkremzlį (perichondrium), kuriame šakojasi kraujagyslės, difuziniu būdu maitinančios besivystančią kremzlę.

Antrojo embrioninio mėnesio pabaigoje prasideda besivystančių per hialininės kremzlės stadiją kaulų kaulėjimas. Tada ties kremzlinės kaulo užuomazgos viduriu, diafiziu, antkremzlio vidinės mezenchiminės ląstelės greičiau dauginasi ir sudaro kremzlės paviršiuje ląstelių, osteoblastų, sluoksnį. Osteoblastai gamina aplink save neląstelinę kaulo medžiagą, kurioje vystosi kolageninės skaidulos, susikrauna kalcio druskos ir kuri sukaulėja; osteoblastai lieka joje kaip kaulo ląstelės. Taip prasideda antkremzlinis, arba perichondralinis, kaulėjimas iš antkremzlio, dėl kurio aplink kremzlinio kaulo modelio diafizį susidaro kaulinė makštis. Tuo pat laiku, kai prasideda antkremzlinis arba perichondralinis kaulėjimas, kremzlės diafizio centrinė dalis pradeda kalkėti. Neląstelinėje kremzlės medžiagoje susikrauna



65 pav. Ketvirto mėnesio žmogaus embriono kaukolės viršugalvio kaulo dalis (K. Gertleris)

Kaulo vystymosi pradžia mezenchimoje. Tamsios vietos — kaulo vystymosi židiniai. Jų paviršiuje osteoblastai

1, 2 — osteoklastai; *3* — osteoklastų naikinamas kaulas; *4* — osteoblastų gaminamas kaulas; *5* — osteoblastai; *6* — skaidulos

kalcio druskos. Kremzlės ląstelės mažėja, raukšlėjasi ir žūva, o jų užimamos neląstelinėje kremzlės medžiagoje ertmės didėja.

Kalkėjanti diafizinės kremzlės dalis toliau lėčiau auga, o kremzlės galai, susisiekiantieji su antkremzliu, auga greičiau ir iš čia besivystantis kaulas ilgėja.

Tuoj po to, kai kremzlės diafizinės dalies paviršiuje pradeda vystytis antkremzlinis kaulas, prasideda kaulo vystymasis ir kremzlės viduje — e n d o c h o n d r a l i n i s k a u l ė j i m a s. Ta-

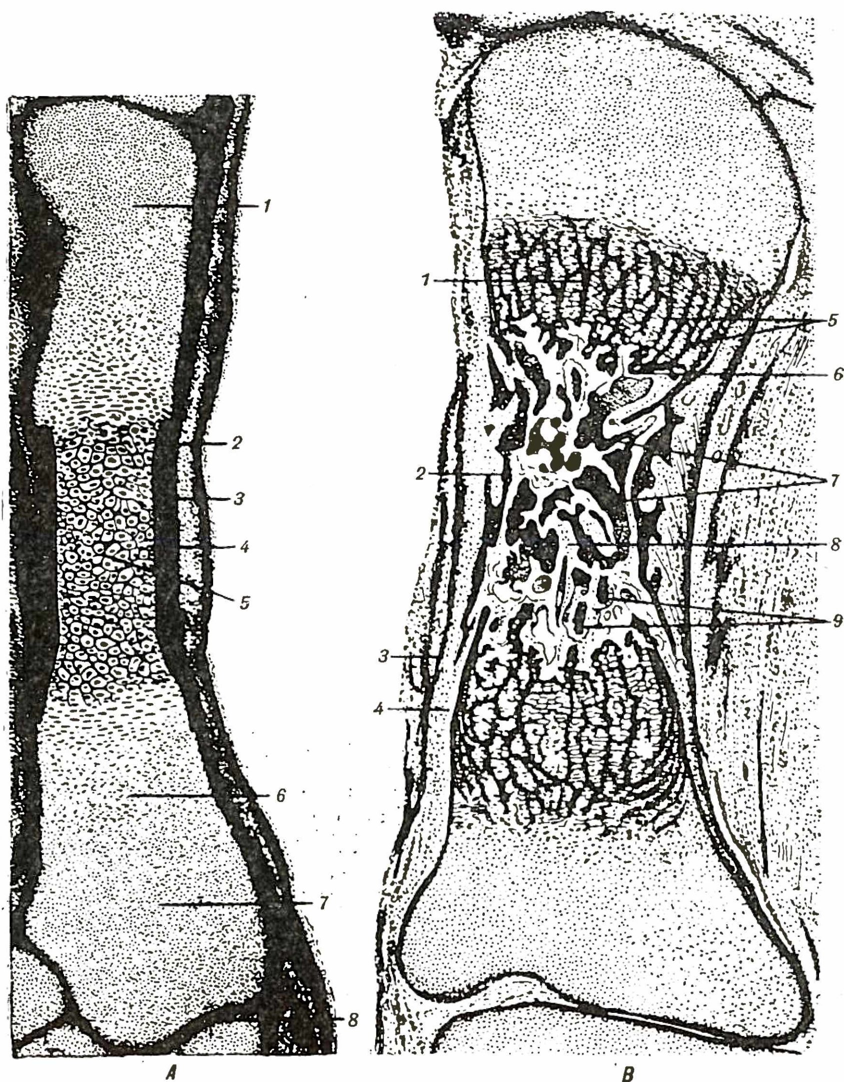
da diafizio srityje vyksta greitas antkremzlio mezenchimos ląstelių dauginimasis. Šios ląstelės sudaro ląstelių mazgelį, į kurį įauga kraujagyslės. Šis mezenchiminių ląstelių mazgelis su kraujagyslėmis prasiskverbia pro tada dar neištisą, angas turintį, pradėjusį vystytis perichondralinį kaulą. Įsiskverbęs į sukaulėjusią kremzlę, jis čia sudaro e n d o c h o n d r a l i n i o k a u l ė j i m o ž i d i n į (66 pav.). Ta vieta, pro kurią endochondralinis kaulėjimo židinys įsiskverbia į kremzlę, vėliau lieka kaule kaip canalis nutritius. Įsiskverbusios į kremzlės vidų mezenchiminės ląstelės su kraujagyslėmis griauna aplink save kremzlę ir tuo būdu sudaro pradinę kaulų čiulpų ertmę. Šioje kaulų čiulpų ertmėje atėjusios kaulėjimo židinio kraujagyslės su mezenchiminėmis ląstelėmis sudaro kaulų čiulpus.

Iš pradinės kaulų čiulpų ertmės pirminio kaulėjimo židinio kraujagyslės su jas lydinčiomis mezenchimos ląstelėmis skverbiasi link abiejų kremzlės galų epifizių. Epifizinių kremzlės galų ląstelės išsidėsto į keletą zonų. Prie pat kremzlės galo jaunos kremzlės ląstelės išsidėsčiusios pavieniui, pailgos lygiagrečiai kremzlės galo paviršiui. Giliau seka antra zona kremzlės ląstelių, išsidėsčiusių po keletą, izogeninėmis grupėmis. Dar giliau, einant nuo epifizinio kremzlės galo link diafizio, seka trečia išilgai kremzlės eilėmis išsidėsčiusių kremzlinių ląstelių zona. Už šios zonos yra ketvirta taip pat eilėmis išilgai kremzlės išsidėsčiusių, bet jau žymiai padidėjusių kremzlinių ląstelių zona. Ir pagaliau arčiausiai prie endochondralinio kaulėjimo židinio yra penkta sukalkėjusios kremzlės zona, kurioje tarp kremzlinių ląstelių eilių esančios kremzlės neląstelinės medžiagos plokštelės kalkėja, o kremzlinės ląstelės raukšlėjasi, nyksta.

Besiskverbiančios iš kaulėjimo židinio į kremzlę abiejų kremzlės galų link mezenchiminės ląstelės su kraujagyslėmis kaip tik skverbiasi į nykstančių kremzlinių ląstelių eiles ir užima jų vietą. Toliau šitos mezenchiminės ląstelės tampa osteoblastais ir gamina ant pasilikusių sukalkėjančių kremzlės neląstelinės medžiagos plokštelių paviršiaus kaulinę medžiagą. Taip vystosi endochondralinio kaulo plokštelės, kurių vidurį sudaro pasilikusios kremzlės plokštelių liekanos, o paviršių — endochondralinis kaulas.

Drauge su endochondraliniu kaulu toliau vystosi ir perichondralinis kaulas. Čia ant jau susidariusio kaulo sluoksnio vis naujos antkremzlio, dabar jau antkaulio, mezenchiminės kilmės ląstelės tampa osteoblastais ir gamina aplink save naujus kaulo sluoksnius. Į kaulėjimo zoną įjungiamos antkaulio kraujagyslės. Ties jomis iš pradžių besivystančio kaulo paviršiuje susidaro vagos, kurios vėliau virsta kanalais — Haverso kanalais. Kanalo viduje lieka kraujagyslė, apsupta osteoblastų, kurie aplink kraujagyslę koncentriškai plokštelėmis gamina naują kaulą. Taip susidaro kaulo Haverso plokštelių sistemos — osteonai.

Vėliau (įvairių kaulų įvairiu laiku) ir kremzlės galuose, epifizėse, susidaro kaulėjimo židiniai. Ir čia iš antkremzlio į epifizės



66 pav. Žmogaus embriono padikaulio išilginis piūvis (K. Gertleris)

A — 6,1 cm ilgio žmogaus embriono: *1, 7* — epifizės kremzlė; *2* — perichondrium; *3* — kaulo sluoksnis; *4* — osteoblastai kaulo išoriniame paviršiuje; *5* — kalkėjanti kremzlė; *6* — kremzlės augimo zona; *8* — sąnario užuomazga; *B* — 11 cm ilgio žmogaus embriono: *1* — kalkėjanti kremzlės tarpląstelinė medžiaga; *2* — perichondralinis kaulas; *3* — antkaulio skaidulinis sluoksnis; *4* — antkaulio vidinis, ląstelinis, sluoksnis; *5* — kremzlės ląstelių eilės; *6* ir *9* — endochondralinis kaulas; *7* — pirminių kaulų čiulpų audinys; *8* — kraujagyslės

kremzlę įauga mezenchiminės ląstelės su kraujagyslėmis ir sudaro epifizinį kaulėjimo židinį. Mezenchiminės ląstelės naikina kremzlę ir jos vietoje gamina kaulo sijas. Tada kremzlė lieka tik kaulo galų paviršiuje. Be to, ji lieka ir tarpuose tarp diafizinio ir epifizinių kaulėjimo židinių, kur sudaro epifizines linijas. Visą žmogaus augimo laikotarpį epifizinėse linijose nuolat auga kremzlės, o iš diafizinio ir epifizinių kaulėjimo židinių šios kremzlės ardomos ir vietoj jų gaminamas kaulas. Tuo būdu kaulas auga, ilgėja. Todėl suardžius augančio žmogaus epifizines linijas, kaulas negalėtų toliau augti, ilgėti. Tik pasiekus žmogui galutinį savo ūgį, epifizinės linijos išnyksta. Tada šių linijų kremzlė sustoja augusi, o esamą kremzlę suardo kaulėjimo židiniai, pagamindami vietoj jos kaulą.

Vystantis kaului iš antkaulio ir endochondralinių kaulėjimo židinių, kartu didėja ir kaulų čiulpų užimama kaulo ertmė. Dalis kaulėjimo židinių mezenchiminių ląstelių vystosi didelėmis su daug branduolių ląstelėmis — osteoklastais, kurie tirpina, ardo kaulą iš vidaus, ir tuo būdu kaulo ertmė didėja. Taip kaulėjimo židinių mezenchiminės ląstelės anksti susiskirsto į tris ląstelių rūšis: osteoblastus — gaminančius kaulą, osteoklastus — naikinančius pasigaminusį kaulą, ir pirmines kaulų čiulpų ląsteles.

Sąnariai

Tarp kaulų galų pradžioje būna vien mezenchima. Tarp kai kurių kaulų iš šios mezenchimos išsivysto jungiamojo audinio jungtis (syndesmosis). Kitur tarp kaulų galų iš mezenchimos išsivysto kremzlinė jungtis (synchondrosis). Kur vystosi sąnarys, tarp kaulų galų esančioje mezenchimoje atsiranda ertmės, kurios susiliedamos sudaro sąnario ertmę. Tų sąnarių, kuriuose yra diskas ar meniskas, išsivysto dvi ertmės, o tarp jų likęs mezenchiminis audinys sudaro diską ar meniską. Iš sąnario ertmę supančios mezenchimos vystosi sąnario kapsulė ir raiščiai. Gleiviniai maišeliai atsiranda embrioninio periodo pabaigoje, o jų ryšys su sąnariais — tik po gimimo.

Liemens kaulai

Visų stuburinių gyvulių ir žmogaus liemens skeleto pradžią sudaro nugaros styga.

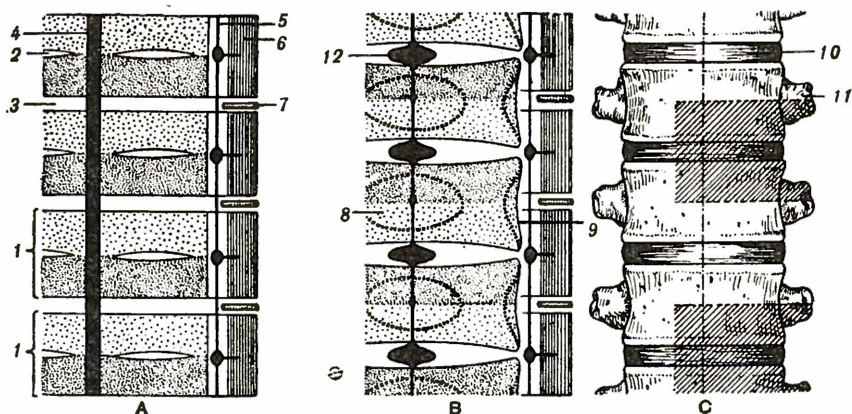
Stuburo vystymosi pradžioje segmentinių sklerotomų mezenchima pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje apsupa nugaros stygą.

Tarp šių sklerotominių segmentų lieka puresnės mezenchimos tarpai. Tačiau greitai ties kiekvieno sklerotominio segmento viduriu atsiranda skersinis plyšys, kuris padalija sklerotomą į kranialinę ir kaudalinę puses (67 pav.).

Vėliau kiekvieno kranialiau esančio sklerotomo kaudalinė pusė susijungia su gretimo kaudaliau esančio skleromo kranialine puse

ir sudaro slankstelio užuomazgą. Ties buvusių sklerotomų viduriu dabar lieka tarpslanksteliniai tarpai.

Kiekvienam sklerotomui atitinka iš to pat mezodermos segmento susidaręs miotomas. Sklerotomams skilus skersai pusiau ir kaimyninėms sklerotomų pusėms susijungus bei sudarius slankstelius, kiekvieno miotomo vienas galas lieka surištas su vienu slanksteliu, o kitas — su kitu kaimyniniu slanksteliu.



67 pav. Stuburo slankstelių vystymosi schema (M. Klara)

A — kiekvienas mezodermos segmentų sklerotomų skyla į dvi puses — viršutinę ir apatinę; *B* — susidarę stuburo slanksteliai, susijungiant kiekvieno sklerotomo vienai pusei su kaimyninio sklerotomo kita puse. Slanksteliuose prasidėjęs endochondralinis ir perihondralinis kaulėjimas. Stuburo slanksteliuose nugaros styga suplonėjusi, o tarp jų — sustorėjusi ir sudaro branduolius — nuclei pulposi; *C* — išsivysčiusių stuburo slankstelių vaizdas iš priekio. Iš vieno sklerotomo išsivysčiusios dviejų kaimyninių slankstelių pusės įstrižai užštrichuotos: *1* — sklerotomas; *2* — ties sklerotomo viduriu susidarantis plyšys, skiriantis sklerotomą į viršutinę ir apatinę puses; *3* — tarpsklerotominis tarpas; *4* — nugaros styga; *5* — ganglinis kamienas; *6* — miotomas; *7* — tarpsegmentinė arterija; *8* — endochondralinio kaulėjimo židinys; *9* — perichondralinis kaulėjimas; *10* — tarpslankstelinė plokštelė; *11* — skersinė slankstelio atauga; *12* — nucleus pulposus

Slankstelių mezenchiminių užuomazgų sukremzlėjimas prasideda penktąją embrioninio vystymosi savaitę ir užsibaigia antrojo mėnesio pabaigoje. Kremzliniai slankstelių kūnai ir jų lankai susidaro atskirai. Tik vėliau slankstelių lankai priauga prie slankstelių kūno, bet iš dorsalinės pusės lieka atdari. Ketvirtąjį embrioninio vystymosi mėnesį slankstelių lankai iš dorsalinės pusės užsidaro, tuo pačiu uždarydami iš dorsalinės pusės slankstelių angą. Nugaros styga slanksteliuose išnyksta. Iš jos lieka tik tarpslankstelinėse kremzlėse (fibrocartilagines intervertebrales) sugleivėję branduoliai (nuclei pulposi). Corpus atlantis prisijungia prie epistropheus ir sudaro jo dantį (dens).

Slankstelių kaulėjimas prasideda antrojo embrioninio mėnesio pabaigoje kranialiniuose slanksteliuose ir toliau pereina į kaudalinius slankstelius. Kiekviename slankstelyje susidaro trys kaulėjimo židiniai: vienas slankstelio kūne ir po vieną abiejose lanko

pusėse. Slankstelių lankų kaulėjimo branduoliai susijungia pirmaisiais metais po gimimo, o su slankstelių kūnu jie susijungia 3—6 metais po gimimo. Keterinių ir skersinių slankstelių ataugų viršūnėse kaulėjimo židiniai atsiranda 6—9 amžiaus metais ir su slanksteliu jie susilieja 23—26 amžiaus metais.

Kryžiaus (os sacrum) slanksteliai suauga 17—25 amžiaus metais.

Iš paskutinių kaudalinių šešių—septynių slankstelių užuomazgų išsivysto tik trys—penki slanksteliai, kurie susilieję sudaro os coccygis, o kiti išnyksta, nykstant uodegai.

Stuburas pradžioje išlinksta dorsaliai. Antrojoje nėštumo pusėje susidaro promontorium išlinkimas ir kryžkaulio lankas. Kaklo ir liemens stuburo išsitiesimai atsiranda jau dėl stovėjimo ir vaikščiojimo.

Šonkauliai ir krūtinkaulis

Šonkaulių užuomazgos susidaro iš mezenchimos, esančios miotomų tarpuose. Šonkauliai, kaip ir slanksteliai, besivystydami pradžioje būna sudaryti iš mezenchimos, vėliau iš kremzlės ir dar vėliau kaulėja.

Žmogaus šonkaulių užuomazgos lieka savarankiškos, ir iš jų vystosi šonkauliai tik dvylikoje krūtinės segmentų. Visų kitų segmentų šonkaulių užuomazgos anksti susijungia su atitinkamais slanksteliais. Kaklo slanksteliuose buvusios šonkaulių užuomazgos sudaro foramen costotransversarium ventralinę sienelę. Juosmens slanksteliuose jos sudaro processus costarius. Kryžkaulyje buvusios šonkaulių užuomazgos įeina į kryžkaulio šoninių dalių sudėtį. Iki penktojo embrioninio vystymosi mėnesio išliekanti savarankiška septintojo kaklo slankstelio šonkaulinė atauga kartais ir lieka savarankiška, kaip kaklo šonkaulio liekana.

Pradžioje šonkaulių užuomazgos yra trumpos ir atkreiptos į šonus, paskui ilgėdamos susilenkia lanku ventraliai, o vėliau jų ventraliniai galai ilgėdami pasisuka dar lanku kranialiai. Devynių viršutinių šonkaulių ventraliniai galai susijungia tarpusavyje ir sudaro abiejose pusėse po vieną skersai šonkaulių ventralinių galų einantį krūtinkaulio ruožą. Kranialiniai šonkauliai vystosi anksčiau ir greičiau negu kaudaliniai. Todėl susidariusių abiejų krūtinkaulio ruožų kranialiniai galai būna žymiai arčiau vienas kito negu kaudaliniai. Besivystant šonkauliams toliau, krūtinkaulio ruožai artėja vienas prie kito ir susijungia pirmiausia kranialiniais, o paskui ir kaudaliniais galais, sudarydami krūtinkaulį (sternum). Jei jie ne visiškai susijungia, krūtinkaulyje lieka plyšys (fissura sterni).

Mezenchiminių šonkaulių kremzlėjimas prasideda dorsaliniuose jų galuose ir eina ventraliai, pereidamas ir į krūtinkaulį. Šonkaulių kaulėjimas prasideda antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje (kiek anksčiau negu slankstelių) nuo šonkaulio kampo (angulus costae) srities ir plinta link abiejų šonkaulio

galų. Ketvirtąjį nėštumo mėnesį jau nusistovi galutiniai santykiai tarp kaulinės ir kremzlinės šonkaulio dalių. Šonkaulių galvutėse kaulėjimo židiniai susidaro tik apie 15—20 amžiaus metus. Iš jų plintąs kaulėjimo židinys susijungia su anksčiau sukaulėjusiu šonkauliu apie 18—20 amžiaus metus.

Krūtinkaulis kaulėja iš daugelio kaulėjimo židinių, kurių atsiradimo laikas ir vieta labai įvairūs. Dažniausiai trečiąjį—šeštąjį embrioninio vystymosi mėnesį atsiranda kaulėjimo židinys manubrium sterni srityje. Po to poromis ir pavieniui jie atsiranda viršutinėje (septintąjį—aštuntąjį embrioninio vystymosi mėnesį), vidurinėje (prieš gimimą) ir apatinėje (pirmaisiais amžiaus metais) corpus sterni dalyse. Paprastai tik apie šeštuosius amžiaus metus atsiranda kaulėjimo židinys processus ensiformis bazinėje dalyje.

Kaukolė

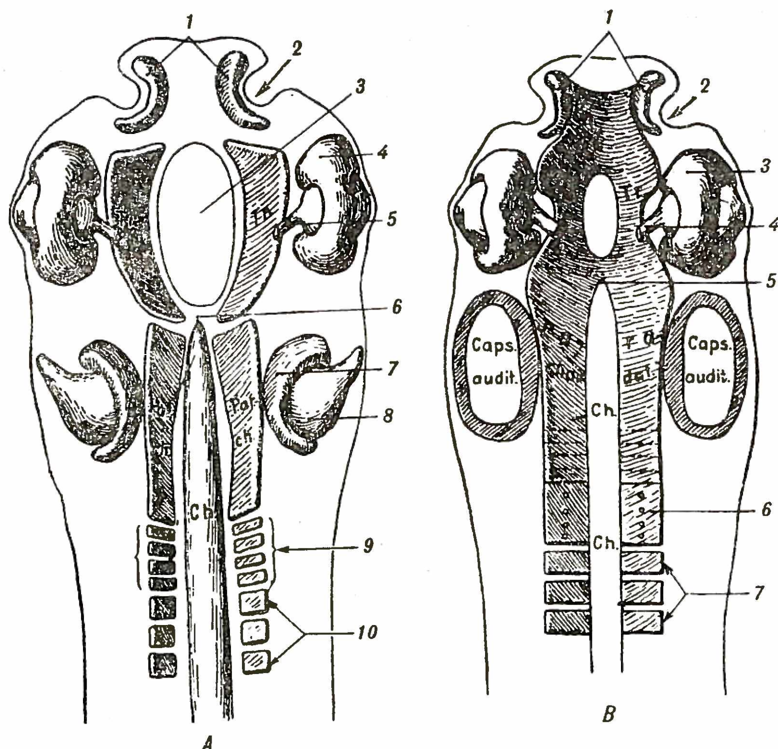
Kaukolės vystymuisi turi įtakos besivystą uodimo, regėjimo ir klausos organai, smegenys, burna, žiaunos. Todėl visų stuburinių pirminis galvos skeletas susidaro iš: 1) smegenis ir jutimo organus supančios kapsulės — smegeninės kaukolės (neurocranium, primordialcranium) ir 2) iš ventralinėje pusėje prie neurocranium prikibusio burnos angą ir žiaunas remiančio aparato — visceralinės kaukolės (splanchnocranium).

Neurocranium. Iš mezodermos segmentų kilę kaulai siekia tik iki nugaros stygos galvinio galo, iki dorsum sellae turcicae. Toliau į priekį kaukolės kaulai vystosi mezenchimoje nepriklausomai nuo segmentų. Kaukolė vystydamasi pereina mezenchimos, kremzlės ir kaulo stadijas (desmocranium, chondrocranium, osteocranium). Dengiamieji kaukolės kaulai besivystydami kremzlinės stadijos nepereina.

Pradžioje visas besivystančias galvos smegenis supa mezenchima. Pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje kaudaliai nuo ausies pūslelių pastebima mezodermos segmentų susidarymas. Šie penki kranialiniai mezodermos segmentai savo susidarymo pradžioje susilieja ir sudaro nugaros stygos galvinio galo šonuose parachordines mezodermos plokšteles (68 pav.). Antrojo mėnesio pabaigoje abi parachordinės plokštelės ventraliai nuo nugaros stygos susijungia ir sudaro pakauškaulio pamatinės dalies pradžią.

Nuo čia kranialiai mezenchimoje susidaro dar dvi plokštelės — prechordinės plokštelės, kurios duoda pradžią pleištakauliui. Parachordinės ir prechordinės plokštelės susijungia draugėn, sukremzlėja ir sudaro kremzlinį kaukolės pamatą, kurio šonuose mezenchimoje aplink besivystančius uoslės, regėjimo ir klausos organus, atsiranda kremzlinės kapsulės.

Dalis nosies kremzlinės kapsulės vėliau sukaulėja (os ethmoidale, concha nasalis inferior), o dalis ir lieka kremzlinė.



68 pav. Kaukolės vystymasis (M. Korningas)

A — ankstesnė vystymosi stadija: *1* — nosies kapsulė; *2* — nosies dauba; *3* — hipofizio sritis; *4* — akies kapsulė; *5* — regimasis nervas; *6* — nugaros stygos galas; *7* — ausies kapsulė; *8* — ausies pūslelė; *9* — kaukolės pamato sklerotomai; *10* — kaklo sklerotomai; *Tr* — prechordinės plokštelės; *Parch* — parachordinės plokštelės; *Ch* — chorda dorsalis; *B* — vėlesnė vystymosi stadija: *1* — nosies kapsulė; *2* — nosies dauba; *3* — akies kapsulė; *4* — regimasis nervas; *5* — nugaros stygos galas; *6* — kaukolės pamato sklerotomai; *7* — kaklo sklerotomai; *Tr* — prechordinės plokštelės; *Parachordal* — parachordinės plokštelės; *Ch* — chorda dorsalis; *caps. audit.* — ausies pūslelė

Iš akies kapsulės vystosi pleištakaulio mažieji, o vėliau ir didieji sparnai.

Iš ausies kapsulės vystosi smilkinkaulio piramidė.

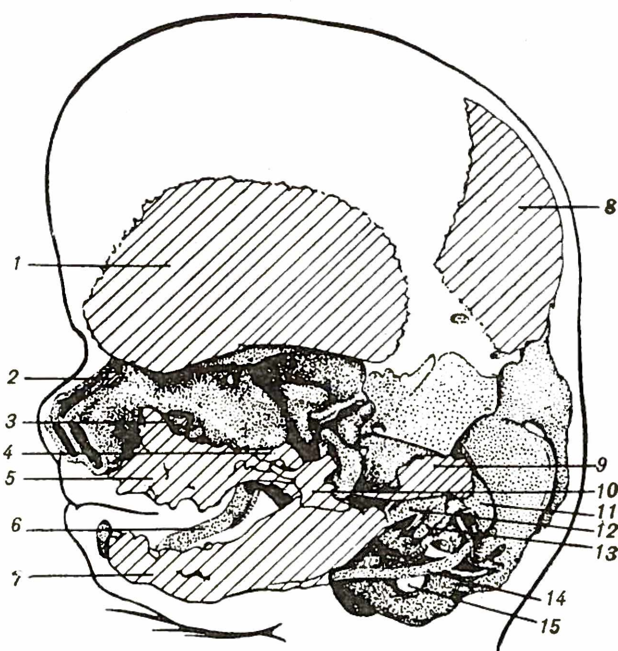
Trečiąjį embrioninio vystymosi mėnesį pradeda susidaryti kaukolės dengiamieji kaulai (69 pav.). Jie vystosi vykstant kaulėjimui tiesiog mezenchiminėse šių kaulų užuomazgose. Taip susidaro momenkauliai, kaktikaulis, nosikauliai, ašarikauliai, noragas, smilkinkaulių žvynai ir būgninės dalys, pakauškaulio viršutinė žvyno dalis.

Splanchnocranium. Dalis jos vystosi iš žiaunų lankų, o dalis — tiesiog iš mezenchimos.

Pirmasis žiaunų lankas susidaro būsimojo apatinio žandikaulio srityje, o dorsaliniai jo galai eina arti ausies pūslelės užuomazgos.

Iš dar mezenchiminių pirmojo žiaunų lanko dorsalinių galų kranialiai ir kartu ventraliai akių ir uoslės duobelių užuomazgų link išauga viršutinio žandikaulio užuomazgos, kurioms jungiantis su vidurine nosies atauga vystosi viršutinis žandikaulis.

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio viduryje prasideda šio žandikaulio kaulėjimas iš keleto kaulėjimo židinių. Viršutinio



69 pav. Kaukolės vystymasis žmogaus embriono trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje (schema) (M. Klara)

Per hialininę kremzlę besivystančių kaulų užuomazgos pažymėtos taškais; tiesiog iš jungiamojo audinio išsivystančių kaulų užuomazgos pažymėtos įstrižais brūkšniais

1 — os frontale; *2* — os nasale; *3* — os lacrimale; *4* — os palatinum; *5* — maxilla; *6* — Mekelio kremzlė; *7* — mandibula; *8* — os parietale; *9* — squama temporalis; *10* — os zygomaticum; *11* — incus; *12* — Mekelio kremzlė; *13* — malleus; *14* — processus styloideus; *15* — canalis nervi hypoglossi

žandikaulio antis (sinus maxillaris) atsiranda penktąjį nėštumo mėnesį. Likusiame pirmajame žiauniniame lanke kremzlė vystosi dorsaliniuose galuose ir atskirai ventralinėse dalyse. Iš dorsalinių pirmojo žiaunų lanko galų susidaro priekalas (incus), iš ventralinių lanko dalių dorsalinių galų — plaktukas (malleus). Likusios ventralinės pirmojo žiauninio lanko dalys sudaro Mekelio kremzlę, kuri vėliau dalinai išnyksta, o dalinai endochondraliniu būdu sukaulėja. Ant minėtosios kremzlės tiesiog iš mezenchimos kaip dengiamasis kaulas vystosi apatinis žandikaulis iš keleto kaulėjimo

židinių, kurie atsiranda antrojo embrioninio vystymosi mėnesio viduryje.

Antrojo žiauninio lanko susidaro taip pat dorsalinės ir ventralinės kremzlinės dalys. Iš dorsalinių vystosi kilpos (stapes), o ventralinės sudaro Reicherto kremzlę. Iš pastarosios dorsalinių galų vėliau vystosi processus styloidei, iš vidurinės dalies —ligamentum stylohyoideum, o iš ventralinės — dalis paliežuvinio kaulo (os hyoideum) ir mažieji jo ragai.

Trečiasis žiauninis lankas susidaro tik ventralinėje dalyje. Iš jo vystosi dalis paliežuvinio kaulo ir didieji jo ragai.

Ketvirtasis ir penktasis žiauniniai lankai duoda pradžią skydinei kremzlei (cartilago thyreoidea).

Gomurikaulis (os palatinum), skruostakaulis (os zygomaticum), lamina medialis processus pterygoidei susidaro tiesiog iš mezenchimos kaip dengiamieji kaulai.

Kūdikiui gimstant kaukolės kaulai dar nėra tvirtai vienas su kitu susirišę. Kelių gretimų kaulų susiėjimo kampai dar nesiekia vieni kitų, ir toje vietoje galvos sienelė minkšta, sudaryta tik iš jungiamojo audinio. Tokios vietos vadinamos momenėliais (fonticuli). Didžiausias jų priekinis momenėlis (fonticulus anterior) yra tarp abiejų momenkaulių ir kaktikaulio žvyno abiejų pusių. Mat, kaktikaulio žvynas vystosi iš dviejų pusių, kurios tik antraisiais metais po gimimo suauga. Šis momenėlis yra rombinės formos ir užsidaro antrųjų metų po gimimo pradžioje.

Užpakalinis momenėlis (fonticulus posterior) yra tarp abiejų momenkaulių ir pakauškaulio žvyno. Jis trikampis ir užsidaro tuoj po gimimo.

Priekinis šoninis momenėlis (fonticulus anterolateralis) yra tarp kaktikaulio, momenkaulio, pleištakaulio didžiojo sparno ir smilkinkaulio žvyno. Jis netaisyklingos formos, porinis, užsidaro tuoj po gimimo.

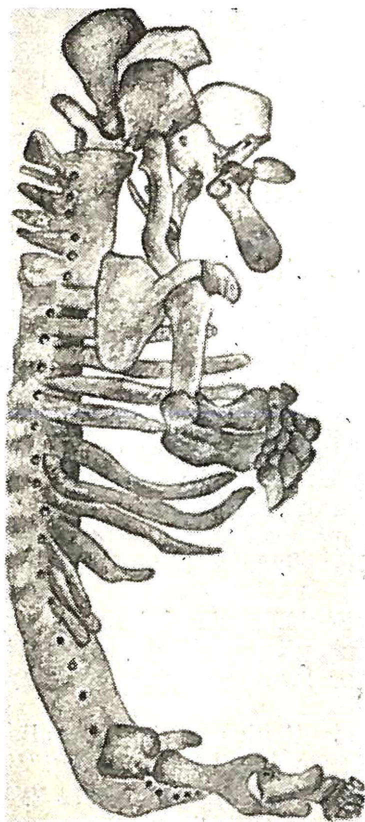
Užpakalinis šoninis momenėlis (fonticulus pasterolateralis) yra tarp momenkaulio, smilkinkaulio ir pakauškaulio žvynų. Jis porinis, užsidaro tuoj po gimimo. Siūlės tarp kaukolės kaulų vystosi po gimimo.

Galūnių skeletas

Galūnės pradeda vystytis 5 mm ilgio žmogaus embrione. Jų pradines užuomazgas sudaro ventralinės kūno sienos mezenchimos ir ją dengiančios ektodermos iškyšuliai. Anksčiau atsiranda viršutinių galūnių užuomazgos, vėliau — apatinių. Būsimojo galūnių skeleto vietose mezenchima anksti sutankėja, ir vėliau tose vietose vystosi hialininė kremzlė. 9 mm žmogaus embriono rankų užuomazgos jau pasidalijusios į tris segmentus, o 12 mm ilgio žmogaus embrione jau atsiranda ir pirštų užuomazgos. 12 mm ilgio žmogaus embriono kojos užuomazgos pasidalijusios į tris segmentus, o 15—17 mm ilgio žmogaus embrione atsiranda kojų pirštų užuomazgos (70 pav.). Septintos nėštumo savaitės pabaigoje jau būna

susidaręs beveik visas kremzlinis galūnių skeletas, išskyrus galinius pirštakaulius.

Iš pradžių dorsalinė galūnių pusė atkreipta į šonus, o vėliau pasisuka: rankų — dorsaliai, kojų — ventraliai. Dėl šito pasisukimo ir n. radialis eina spiraliai aplink žastikaulį (humerus).



70 pav. Žmogaus embriono (17 mm ilgio) kremzlinio skeleto schematinis vaizdas (H. Bėnigas)

Galūnių kaulų kaulėjimas prasideda labai anksti. Raktikaulis pradeda kaulėti šeštosios embrioninio vystymosi savaitės pradžioje (18 mm ilgio žmogaus embrione), susidarant jo viduryje kaulėjimo židiniui. Pats raktikaulis nepereina kremzlinės vystymosi stadijos ir pradeda kaulėti iš prieškremzlinės stadijos, tačiau jo galai pereina kremzlinę vystymosi stadiją ir sukaulėja tik apie dvidešimtuosius metus po gimimo.

Didžiuosiuose galūnių kauluose, jų diafizėse, kaulėjimas prasideda šeštąją nėštumo savaitę. 5 cm ilgio žmogaus embriono visų vamzdinių kaulų diafizėse jau vyksta kaulėjimas.

Epifizėse kaulėjimas prasideda daug vėliau. Ilgųjų kaulų epifiziniai kaulėjimo židiniai susidaro abiejose epifizėse, o trumpųjų — tik vienoje. Šlaunikaulio (femur) distalinėje epifizėje kaulėjimo židinys daugiausia atsiranda prieš pat gimimą. Tik apie 12% išnešiotų naujagimių distalinėje šlaunikaulio epifizėje dar neturi kaulėjimo židinio. Kitų galūnių kaulų epifizėse kaulėjimo židiniai atsiranda įvairiu laiku: pradedant pirmaisiais ir baigiant dvyliktaisiais metais po gimimo.

Įvairių kaulų epifiziniai ir diafiziniai kaulėjimo židiniai susijungia nevienodu laiku, pradedant tryliktaisiais ir baigiant dvidešimtaisiais (moterų) bei dvidešimt penktaisiais (vyrų) metais po gimimo.

RAUMENŲ VYSTYMASIS

Akies rainelės raumenys ir prakaito liaukų mioepitelinės ląstelės vystosi iš ektodermos, skersaruožiai skeleto ir širdies raumenys — iš mezodermos. Lygieji raumenys vystosi arba tiesiog iš

mezodermos, arba iš mezenchimos, kuri taip pat yra mezoderminės kilmės.

Tiesiog iš mezodermos segmentų dalių, vadinamų miotomais, vystosi liemens ir galūnių skersaruožiai raumenys. Visi iš vieno miotomo kilę raumenys inervuojami to paties segmento nugaros smegenų nervo. Todėl inervacija rodo, iš kur raumuo kilęs. Tik kai kurie raumenys sudaro išimtį, pavyzdžiui m. trapezius ir venter anterior m. digastrici, kurie inervuojami antriniu būdu iš kitų segmentų nervų.

Iš nesegmentuotos mezodermos vystosi visi lygieji raumenys (išskyrus m. sphincter pupillae, m. dilatator pupillae ir prakaito liaukų mioepitelines ląsteles), širdies raumenys, galvos, kaklo, dubens ir odos skersaruožiai raumenys.

Lygieji raumenys vystosi iš to paties sincicinio mezenchiminių ląstelių tinklo, iš kurio vystosi visos jungiamojo audinio rūšys. Būsimųjų lygiųjų raumenų vietoje mezenchiminės sincicijos ląstelės ilgėja, įgauna šeivos formą ir tuo būdu tampa mioblastais. Vėliau šių mioblastų citoplazmoje vystosi išilgai jų einančios miofibrilės, kurioms daugėjant mioblastai tampa lygiųjų raumenų ląstelėmis. Iš tarp mioblastų likusios mezenchiminės sincicijos medžiagos atsiranda lygiųjų raumenų ląsteles supančios neląstelinės medžiagos makštys ir lygiųjų raumenų ląstelių tarpuose esantis jungiamasis audinys.

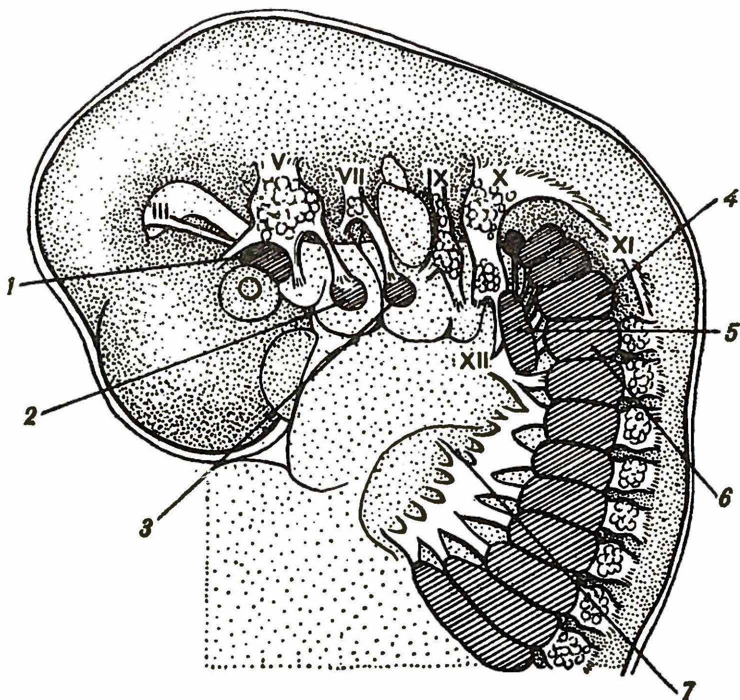
Širdies skersaruožiai raumenys susidaro iš širdies vamzdelį supančios splanchnopleuros. Šios vietos splanchnopleuros ląstelės susijungdamos sudaro sincicinį ląstelių tinklą, kurio branduoliai dauginasi, citoplazmos kiekis didėja. Vėliau citoplazmoje pradeda vystytis skersai ruožuotos miofibrilės. Dar vėliau atsiranda tarpinės plokštelės. Tarpinę plokštelę sudaro dvi plėvelės, tarp kurių miofibrilių nesimato. Minėtosios plokštelės yra laiptų formos ir eina skersai raumens skaidulų.

Vystantis iš segmentuotos ar nesegmentuotos mezodermos skeleto skersaruožiams raumenims, mezodermos ląstelės ilgėja ir dauginasi, didėja jų citoplazmos kiekis ir citoplazmoje susidaro miofibrilės. Dar vėliau atsiranda miofibrilių skersaruožuotumas, sarkolema ir tarp raumens skaidulų esantis jungiamasis audinys.

Raumuo po gimimo didėja ne tiek dėl naujų raumens skaidulų vystymosi, o žymiai daugiau dėl jau esamų skaidulų augimo, didėjimo.

Labai anksti į raumenų užuomazgas įauga juos inervuojantieji nervai (71 pav.).

Nuo antrojo embrioninio vystymosi mėnesio embrionas gali judinti galvą, liemenį, galūnes. Šie judesiai yra lėti, nesimetriški, neritmiški, nekoordinuoti. Nuo nėštumo vidurio embriono judesius jau pajunta ir motina.



71 pav. Žmogaus embriono raumenų vystymosi schema pirmojo mėnesio pabaigoje (M. Klara)

III — n. oculomotorius; *V* — n. trigeminus; *VII* — n. facialis; *IX* — n. glossopharyngeus; *X* — n. vagus; *XI* — n. accessorius; *XII* — n. hypoglossus; *1* — akies raumenys; *2* — pirmojo žiauninio lanko raumenys; *3* — antrojo žiauninio lanko raumenys; *4* — ketvirtasis pakaušio miotomas; *5* — m. sternocleido mastoideus ir m. trapezius užuomazga; *6* — pirmasis kaklo miotomas; *7* — n. phrenicus

KRAUJOTAKOS SISTEMOS VYSTYMASIS

Kraujotakos vystymosi pradžia pastebėta 16 dienų žmogaus gemalo trynio maišo sienelėje. Taigi dar prieš mezodermos segmentų susidarymą. Tada trynio maišo vidinį sluoksnį sudarančios ekstraembrioninės entodermos išorėje esančiame mezoblastinių ląstelių tinkle pastebimas pirmųjų kraujo ląstelių vystymasis krūvelėmis. Toks pat kraujo ląstelių vystymasis 16 dienų žmogaus gemale pastebimas ir trofoblasto gaurelių ašį sudarančiame mezoblastinių ląstelių tinkle.

Dvidešimties dienų žmogaus gemalo trynio maišo sienelėje ir trofoblasto gaureliuose jau pastebimas kraujagyslių susidarymas, mezenchimos ląstelėms išsidėstant sluoksniu, suplokštėjant ir tuo būdu sudarant endotelinę pirmųjų kraujagyslių sienelę.

Dvidešimt vienos—dvidešimt trijų dienų žmogaus gemale jau prasideda pirminė gemalo kraujotaka.

Tos mezoblastinės ląstelės, iš kurių vystosi pirminės kraujo ląstelės, netenka ataugų, tampa apskritos. Tuo būdu jos atsipalaiduoja nuo ryšio su kaimyninėmis ląstelėmis. Tarp jų ir kaimyninių ląstelių lieka laisvi tarpai, užpildyti audinių skysčiu, kuriame ir būna šios pirmosios kraujo ląstelės, atsipalaidavusios iš mezoblastinių ląstelių tinklo. Kaimyninės mezoblastinės ląstelės (likusios mezoblastiniame tinkle) suplokštėdamos sudaro aplink pirmines kraujo ląsteles endotelinę pirmųjų kraujagyslių sienelę.

Pirmosios kraujo ląstelės dar neturi hemoglobino. Jos turi homogenišką smarkiai bazofilinę citoplazmą. Šios ląstelės besivystančių kraujagyslių viduje dar dauginasi. Vėliau šių pirminių kraujo ląstelių, vadinamų h e m o c i t o b l a s t a i s, citoplazmoje vystosi hemoglobinas ir jos tampa pirminiais eritroblastais arba m e g a l o b l a s t a i s. Toliau megaloblastai, cirkuliuodami kraujyje, netenka branduolio ir tampa pirminiais eritrocitais, arba m e g a l o c i t a i s (72 pav.).

Pirminė embrioninė kraujo gamyba mezenchimoje, kurios metu iš mezenchimos ląstelių, pereidami hemocitoblastų ir megaloblastų stadijas, vystosi pirminiai dideli eritrocitai — megalocitai, vadinama megaloblastine kraujo gamyba.

Kadangi megaloblastai pradeda vystytis iš mezoblasto mezenchiminių ląstelių trynio maišo sienelėje, tai m e g a l o b l a s t i n ė s k r a u j o g a m y b o s p e r i o d a s dar vadinamas mezoblastiniu kraujo gamybos periodu. Pirminiai eritrocitai, arba megalocitai, kraujyje greitai pradeda nykti ir trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje visai išnyksta. Tada sustoja ir kraujo ląstelių vystymasis salelėmis visoje mezenchimoje; pavienės kraujo ląstelės čia vystosi beveik iki embrioninio periodo galo.

Antrąjį nėštumo mėnesį kraujo gamyba prasideda tada jau besivystančiose kepenyse. Tarp besiformuojančių kepenų epitelinių sijų esančioje mezenchimoje dalis mezenchiminių ląstelių, atsipalaidavusių is mezenchimos tinklo ir netekusių ataugų, tampa hemocitoblastais.

Hemocitoblastai vystosi kaip apskritos ląstelės su bazofiline citoplazma — p r o e r i t r o b l a s t a i. Jiems dauginantis, iš jų išsivysto mažesnės, kompaktiškesniu branduoliu, silpniau bazofiline citoplazma ląstelės — e r i t r o b l a s t a i.

Šie antriniai eritroblastai toliau dauginasi: jų citoplazmoje pradeda atsirasti hemoglobino, branduolys tampa dar kompaktiškesnis, ir jie virsta n o r m o b l a s t a i s.

Vėliau normoblasto branduolys arba suyra pačioje ląstelėje, arba pasišalina iš jos. Tada normoblastas tampa normocitu, arba eritrocitu, ir patenka į kraujagysles.

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje kraujyje pradeda rodytis leukocitai. Pirmiausia pasirodo eozinofilai, vėliau — neutrofilai ir bazofilai. Jie vystosi taip pat iš mezenchiminės kilmės hemocitoblastų. Hemocitoblastas duoda pradžią labai didelei apskritai, su bazofiline citoplazma ląstelei — m i e l o b l a s t u i.

Vėliau mieloblasto branduolys pasidaro kompaktiškesnis, o citoplazmoje vystosi neutrofiliniai, arba acidofiliniai, arba bazofiliniai grūdeliai. Vadinasi, iš mieloblasto vystosi arba neutrofilinis, arba acidofilinis, arba bazofilinis m i e l o c i t a s. Kai kurie autoriai dar skiria pereinamąją stadiją tarp mieloblasto bei mielocito ir vadina ją promielocitu. Mieloblastai ir mielocitai dauginasi mitoziškai. Vėliau mielocitų citoplazmoje grūdelių kiekis daugėja, branduolys pasidaro pailgas, sulinksta kaip kilpa, sąsmaukomis pasidalija lyg į atskiras dalis, sujungtas plonomis sijomis. Taip iš mielocitų vystosi granulocitai.

Iš hemocitoblastų atsiranda ir megakariocitai — didžiulės ląstelės, iš kurių citoplazmos vystosi trombocitai.

Pirmieji limfocitai pradeda susidaryti 5 cm ilgio žmogaus embriono mezenchimoje tada jau pradėjusių vystytis limfagyslių pasieniais. Vėliau limfocitų vystymasis koncentruojasi limfiniuose folikuluose ir limfiniuose mazguose.

Visų rūšių kraujo ląstelių vystymasis kepenyse vyksta nuo antrojo iki septintojo nėštumo mėnesio.

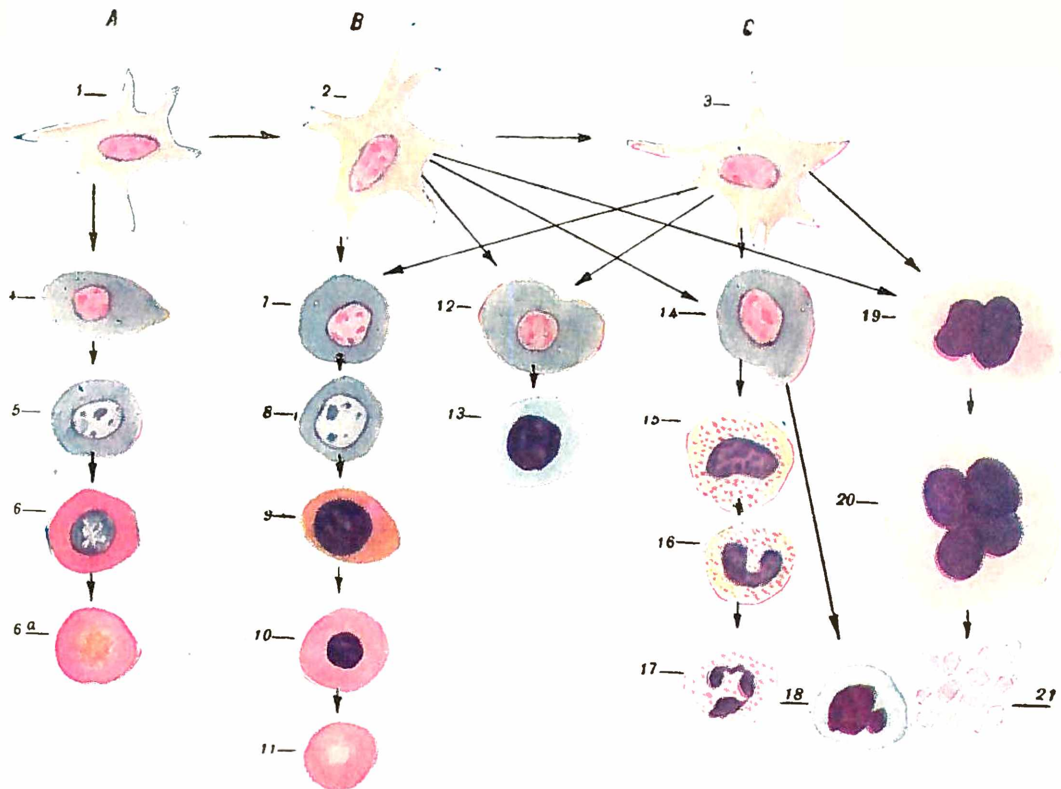
Nuo penktojo mėnesio kraujo ląstelių vystymasis prasideda blužnyje. Tada iš šio organo mezenchiminių retikulinių ląstelių atsiranda visos kraujo ląstelių rūšys. Blužnyje, kaip ir kepenyse, visos kraujo ląstelės vystosi mezenchimoje, už kraujagyslių endotelio. Tik išsivysčiusios kraujo ląstelės patenka į kraujagyslių vidų, į kraują. Tuo tarpu megaloblastinės kraujo gamybos metu pirminėje mezenchimoje kraujo ląstelės susidaro kraujo salelių viduje, iš kurių tuo pat metu vystosi ir kraujagyslės; taigi kraujagyslių viduje.

Blužnyje kraujo ląstelės vystosi iki gimimo. Po gimimo eritrocitų ir leukocitų vystymasis blužnyje sustoja. Toliau čia vystosi tik limfocitai. Tačiau patologinėmis sąlygomis ir suaugusio žmogaus blužnyje bei kepenyse gali vėl pradėti vystytis kraujo ląstelės.

Embrioninio vystymosi antroje pusėje kraujo ląstelės pradeda susidaryti kaulų čiulpuose; tai vyksta čia visą individo amžių.

Visose embrioninėse ir poembrioninėse kraujo ląstelių susidarymo vietose visos šių ląstelių rūšys vystosi iš tų pačių indiferentinių, polimorfinių, ameboidiškai judrių mezenchiminių ląstelių. Iš šių ląstelių, patekusių į skirtingas sąlygas, toliau atsiranda skirtingos, įvairių rūšių kraujo ląstelės.

Visos kraujagyslės vystosi mezenchimoje ir iš mezenchimos. Pirmosios kraujagyslės — tai vien iš endotelio sudaryti nelygaus diametro kapiliarai. Greta su pirmosiomis kraujagyslėmis, susidarančiomis trynio maišo sienelėje, gaureliniame dangale, embriono kojytėje, pradeda vystytis kraujagyslės ir embriono kūne.



72 pav. Žmogaus kraujo ląstelių embrioninio ir poembrioninio vystymosi schema

A — vieno—trijų embrioninio vystymosi mėnesių mezoblastinis arba megaloblastinis kraujo ląstelių vystymasis embrioninėje mezenchimoje; *B* — dviejų—septynių embrioninio vystymosi mėnesių kraujo ląstelių vystymasis kepenyse ir blužnyje iš retikulinių šių organų ląstelių; *C* — nuo penktojo embrioninio vystymosi mėnesio ir toliau visą gyvenimą kraujo ląstelių vystymasis kaulų čiulpuose iš retikulinių ląstelių; *1* — embrioninė mezenchiminė ląstelė; *2* — kepenų retikulinė ląstelė; *3* — retikulinė ląstelė, 4 — hemocitoblastas; *5* ir *6* — megaloblastas: *6*a — megalocitas; *7* — hemocitoblastas; *8* — proeritroblastas; *9* — eritroblastas; *10* — normoblastas; *11* — eritrocitas, arba normocitas; *12* — limfoblastas; *13* — limfocitas; *14* — hemocitoblastas; *15* — mieloblastas; *16* — mielocitas; *17* — leukocitas; *18* — monocitas; *19* — megakarioblastas; *20* — megakariocitas; *21* — trombocitai

Širdis

Širdies užuomazga pastebima jau 1,5 mm ilgio žmogaus embrione. Gemalinio skydo galviniame gale, kranialiai nuo būsimosios ryklės membranos vietos, mezodermoje susidaro iš pradžių nedidelio plyšelio formos perikardo ertmė. Vėliau ši ertmė sudaro dvi šonines ertmes, kurios tarpusavyje susijungia. Tada perikardo ertmė užima trečdalį embriono ilgio ir yra kranialiai nuo pirmųjų mezodermos segmentų. Tarp somatopleuros ir splanchnopleuros besivystant celomui, pastarasis jungiasi su perikardo ertme. Į šonus ir ventraliai nuo perikardo ertmės užuomazgos mezenchimoje susidaro du tik iš endotelio sudaryti **širdies vamzdeliai**, kurie didėdami iškyla į perikardo ertmę, didėjančią drauge su minėtaisiais vamzdeliais.

Iš dorsalinės trynio maišo dalies vystantis pirminei žarnai, gemalinio skydo galai ir šonai aplenkia ją ventraliai. Tada širdies vamzdeliai kartu su perikardo ertmės užuomazga pereina į ventralinę pirminės žarnos galvinio galo pusę ir kartu priartėja vienas prie kito (73 pav.).

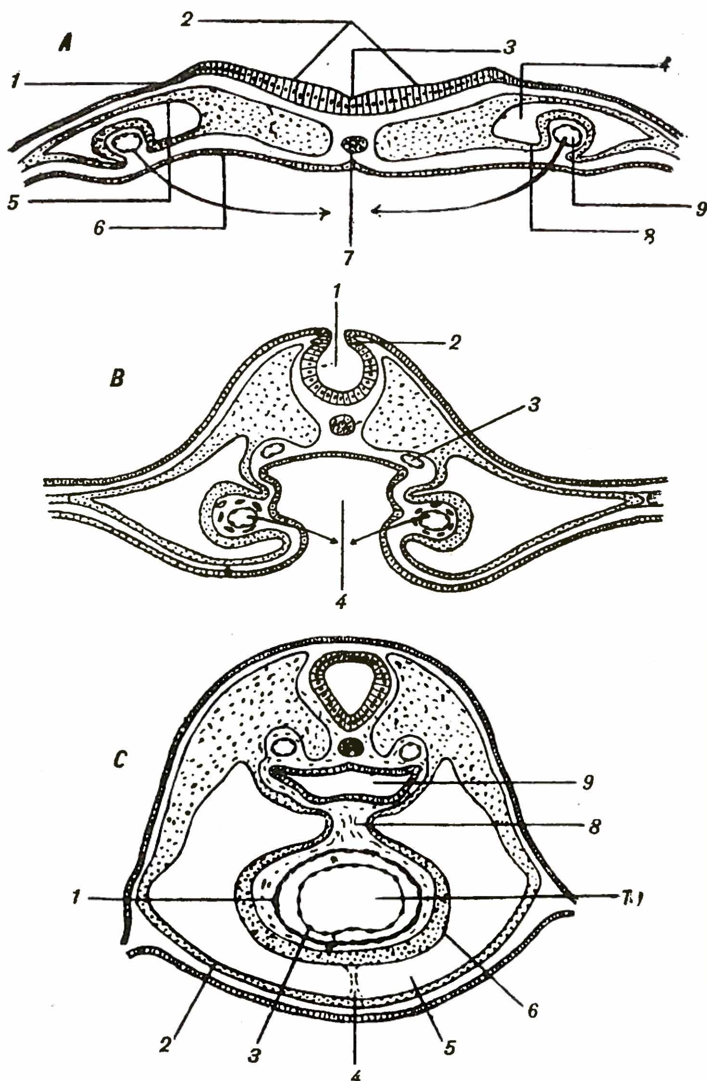
Vėliau širdies vamzdeliai susijungia, ir juos skiriantis audinys išnyksta. Taip iš dviejų širdies vamzdelių susidaro vienas. Minėtojo vamzdelio sienelę sudarantis mezenchiminės kilmės endotelis duoda pradžią endokardui. Širdies vamzdelį supanti splanchnopleura sudaro jo mioepikardinį sluoksnį, iš kurio vėliau išsivysto miokardas ir epikardas.

Kadangi širdies vamzdelis besivystydamas iškyla iš dorsalinės pusės į perikardo ertmę, tai jį su šios ertmės dorsaline sienele jungia minėtosios ertmės sienelės raukšlė — dorsalinis mezokardas, kuris, išsivystant iš širdies vamzdelio širdžiai, lieka tik toje vietoje, kur iš širdies išeina ir į ją įeina kraujagyslės.

Susidariusio širdies vamzdelio kranialinis galas vadinamas arteriniu kamienu. Iš jo išeina du ventralinių aortų kamienai. Kaudalinis galas vadinamas veniniu sinusu. Į jį ateina trys poros venų: dvi tryninės, dvi bambinės venos ir dvi embriono bendrosios pagrindinės venos (74 pav.).

Vėliau širdies vamzdelis sulinksta, atsiranda sąsmaukų ir tarp jų esančios širdies vamzdelio dalys išsiplečia. Susidarant trims sąsmaukoms, širdies vamzdelis pasidalija į 4 dalis (einant nuo kranialinio galo kaudaliai): **arterinį kamieną**, **bendrąjį skilvelį**, **bendrąjį prieširdį** ir **veninį sinusą**.

Besivystantis širdies vamzdelis žymiai greičiau ilgėja negu pats embrionas ir perikardo ertmė. Todėl minėtasis vamzdelis perikardo ertmėje susirango į S formos kilpą. Tuo metu iš kranialinio, arterinio, širdies vamzdelio galo susidaro kilpa ties bendrojo skilvelio viduriu ventraliai ir į dešinę, o kaudalinio, veninio — dorsaliai ir į kairę. Toliau arterinė širdies vamzdelio kilpa nusileidžia kaudaliau veninės kilpos. Tada pradeda ryškėti galutinė širdies forma.



73 pav. Ankstyvųjų širdies vystymosi stadijų schema (A. Zavarzinas)

A — ankstyviausioji, *B*, *C* — vėlesnės vystymosi stadijos: *A* — *1* — ektoderma; *2* — nervinė plokštelė; *3* — nervinė vagelė; *4* — celomas; *5* — somatopleura; *6* — entoderma; *7* — chorda dorsalis; *8* — splanchnopleura; *9* — širdies užuomazga; *B* — *1* — nervinis vamzdelis; *2* — ganglinis krantelis, iš kurio vėliau susidaro ganglinė plokštelė; *3* — dorsalinė aorta; *4* — susidaranti pirminė žarna; rodyklėmis parodyta širdies dviejų vamzdelių suartėjimo ir susijungimo kelias; *C* — *1* — miokardo užuomazga; *2* — perikardo ertmės sienelė; *3* — endokardas; *4* — ventralinis mezokardas; *5* — perikardo ertmė; *6* — epikardas; *7* — širdies ertmė; *8* — dorsalinis mezokardas; *9* — žarna

Ventralinė bendrojo prieširdžio dalis didėdama platėja į šonus ir apsupa iš dorsalinės pusės ir iš šonų arterinį kamieną. Pro pastarojo šonus į priekį išsikišančios bendrojo prieširdžio dalys sudaro širdies ausytes — auriculae cordis.

Bendrasis širdies skilvelis, išsiplėsdamas į šonus, kurį laiką nežymios sąsmaukos ties būsimąja širdies viršūne būna padalytas į dešinįjį ir kairįjį skilvelius. Tačiau šie abu skilveliai tarpusavyje dar jungiasi plačia anga.

Kai žmogaus embrionas yra 7 mm ilgio, prasideda širdies pertvarų vystymasis.

Didėjant bendrajam prieširdžiui, veninio sinuso anga į šį prieširdį lieka dešinėje pusėje. Apie šią iš viršaus ir kartu iš dorsalinės pusės į dešiniąją bendrojo prieširdžio dalį atsiveriančią veninio sinuso angą susidaro du vožtuvai — dešinysis ir kairysis veninio sinuso vožtuvai (*valvula venosa dextra et sinistra*). Jie išsikiša į bendrąjį prieširdį ir kliudo grįžti kraujui į veninį sinusą. Kranialiniame iš veninio sinuso į bendrąjį prieširdį angos krašte šie abu vožtuvai susijungia ir sudaro vieną raukšlę, kuri lyg dalinė prieširdžių pertvara eina link dorsoventralinės bendrojo prieširdžio sienelės. Ši raukšlė vadinama netikrąja prieširdžių pertvara — *septum spurium*. Ji įtempia veninio sinuso vožtuvus ir tuo būdu juos uždaro, neleisdama kraujui grįžti iš bendrojo prieširdžio į veninį sinusą.

Vėliau kairysis veninio sinuso vožtuvas nyksta įeidamas į besivystančios prieširdžių pertvaros sudėtį. Dešinysis veninio sinuso vožtuvas iki trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigos lieka labai platus. Vėliau kranialinė jo dalis drauge su septum spurium sudaro dešiniojo prieširdžio sienelę. Iš kaudalinės veninio sinuso dešiniojo vožtuvo dalies vystosi du nauji vožtuvai. Šios kaudalinės veninio sinuso dešiniojo vožtuvo dalies dešinioji pusė apsupa v. cava inferior angą į dešinįjį prieširdį ir sudaro valvula venae cavae inferioris, o kairioji — sinus coronarius cordis angą į tą patį prieširdį ir sudaro valvula sinus coronarii.

Šis vožtuvas embrioniniu periodu nukreipia kraujo srovę, ateinančią iš v. cava inferior į dešinįjį prieširdį, link foramen ovale.

Bendrojo prieširdžio persiskyrimas į du prieširdžius prasideda pirmosios pertvaros (*septum primum*) susidarymu. Ši pertvara pradeda augti kaip raukšlė iš dorsalinės bendrojo prieširdžio sienelės kairėje pusėje nuo veninio sinuso angos į bendrąjį prieširdį. Laisvasis pirmosios pertvaros kraštas auga ventraliai ir kaudaliai, kol pasiekia širdies angą tarp bendrojo prieširdžio ir bendrojo skilvelio, vadinamąją atrioventrikulinę angą. Bet dar prieš tai 2 cm ilgio žmogaus embriono dorsokranialinėje pirmosios pertvaros dalyje antriniu būdu pasidaro anga — pirminė ovalinė anga (*formen ovale primum*). Taigi embrioniniu laikotarpiu

besivystančios prieširdžių pertvaros niekada visiškai neatskiria dešiniojo prieširdžio nuo kairiojo. Nuo pat pertvarų vystymosi pradžios iki gimimo arba pro besivystančių pertvarų laisvuosius kraštus, arba pro jose susidarančias angas kraujas iš dešiniojo prieširdžio pereina į kairįjį.

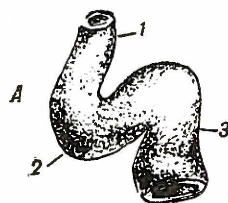
Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje pirmoji pertvara įauga į atrioventrikulinę širdies angą ir padalija ją į dvi — dešiniąją ir kairiąją — atrioventrikulines angas.

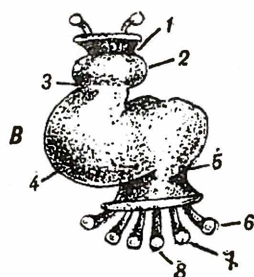
Netoli pirmosios pertvaros, jos dešiniojoje pusėje, iš dorsokranialinės prieširdžio sienelės ventrokaudaline kryptimi kaip raukšlė išauga antroji prieširdžių pertvara (*septum secundum*). Ši pertvara nepasiekia prieširdžių ventrokaudalinės sienelės. Jos laisvajame kaip piautuvas išlinkusiame ventrokaudaliniame krašte tarp prieširdžių lieka anga — antroji ovalinė anga (*foramen ovale secundum*). Pirmoji ir antroji ovalinės angos susidaro ne ties ta pačia vieta. Antroji susidaro kaudaliniu pirmosios. Todėl iš dešiniojo prieširdžio pusės antrosios ovalinės angos kraštus (limbus foraminis ovalis) sudaro antroji pertvara. Pirmoji pertvara uždaro antrąją ovalinę angą iš kairiojo prieširdžio pusės lyg vožtuvas (valvula foraminis ovalis). Embrioniniu periodu dešiniajame prieširdyje, į kurį sueina pagrindiniai venų kamienai, kraujospūdis visada didesnis negu kairiajame, į kurį embrioniniu periodu įeina nefunkcijonuojančių plaučių venos. Todėl pirmoji pertvara, sudaranti valvula foraminis ovalis, yra nutolusi nuo foramen ovale kraštų į kairįjį prieširdį. Vadinasi, kraujas iš dešiniojo prieširdžio pro antrąją ovalinę angą ir ties ja esančią, bet į kairįjį prieširdį nustumtą, pirmąją pertvarą ir joje esančią pirmąją ovalinę angą patenka į kairįjį prieširdį. Atgal kraujas negali patekti dėl to, kad, didėjant kairiajame prieširdyje spaudimui, pirmoji pertvara lyg vožtuvas lieka prispausta prie antrosios ovalinės angos kraštų ir ją uždaro.

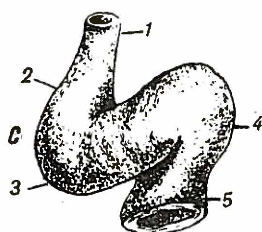
---

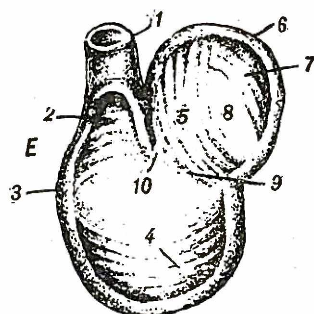
74 pav. Širdies vystymasis

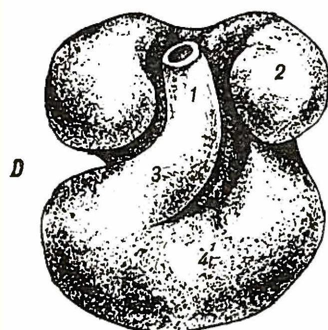
A, B, C, D, E, F, G — viena po kitos einančios širdies embrioninio vystymosi stadijos (iš širdies rekonstrukcijos modelių): *A* — *1* — arterinis kamienas; *2* — arterinė širdies vamzdelio dalis; *3* — veninė širdies vamzdelio dalis; *B* — *1* — ventralinė aorta; *2* — arterinis kamienas; *3* — vaga, skirianti arterinį kamieną nuo skilvelio; *4* — skilvelis; *5* — skilvelio perėjimas į prieširdį; *6* — v. cardinalis communis sinistra; *7* — v. umbilicalis sinistra; *8* — kairioji trynine vena; *C* — *1* — arterinis kamienas; *2* — arterinio kamieno išsiplėtimas (bulbus arteriosus); *3* — skilvelis; *4* — prieširdis; *5* — sinus venosus; *D* — *1* — arterinis kamienas; *2* — kairysis prieširdis; *3* — arterinio kamieno išsiplėtimas; *4* — kairysis skilvelis; *E* — sagitalinis širdies piūvis (vaizdas iš kairės pusės): *1* — arterinis kamienas; *2* — besivystanti arterinio kamieno pertvara; *3* — skilvelio sienelė; *4* — skilvelių pertvara; *5* — pirmoji prieširdžių pertvara; *6* — prieširdžio sienelė; *7* — antroji prieširdžių pertvara; *8* — foramen ovale; *9* — dar bendra viena atrioventrikulinė anga; *10* — atrioventrikulinės angos vožtuvas; *F* — *1* — arterinis kamienas; *2* — kairysis prieširdis; *3* — arterinio kamieno išsiplėtimas; *4* — kairysis skilvelis; *5* — skilvelius skirianti vaga; *G* — frontalinis širdies piūvis: *1* — antroji prieširdžių pertvara; *2* — kairysis prieširdis; *3* — pirmoji prieširdžių pertvara; *4* — foramen ovale; *5* — kairioji atrioventrikulinė anga; *6* — kairysis skilvelis; *7* — sinus venosus; *8* — valvula venosa dextra; *9* — dešinysis prieširdis; *10* — dešinioji atrioventrikulinė anga; *11* — dešinysis skilvelis; *12* — skilvelių pertvara; *H* — arterinio kamieno truncus arteriocus skerspiūvis ties vožtuvais: *1* — vožtuvas; *J* — arterinis kamienas, pasidalijęs į aortos ir plaučių arterijos kamienus, todėl ir kiekvienas šoninių arterinio kamieno vožtuvų pasidalijė į du vožtuvus: *1* — aorta; *2* — truncus pulmonalis

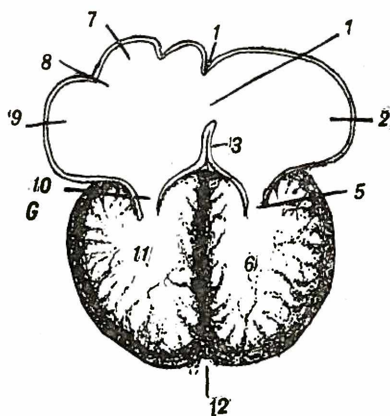

A
1
2
3

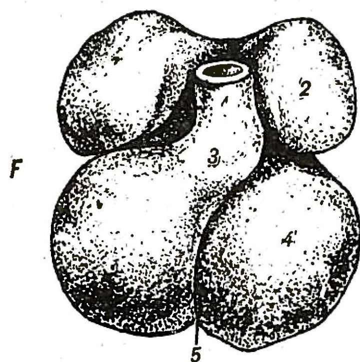

B
1
2
3
4
5
6
7
8

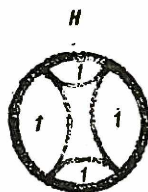

C
1
2
3
4
5

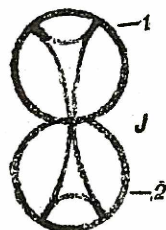

E
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10


D
1
2
3
4


G
1
1
2
3
5
6
7
8
9
10
11
12


F
2
3
4
5


H
1
1
1
1


J
1
2

Paprastai ovalinė anga užsidaro per 2—4 savaites po gimimo. Bet neretai tai atsitinka tik antraisiais amžiaus metais. Tačiau apie 23% suaugusiųjų turi ne visai užsidariusią foramen ovale. Sutrikimai tankiausiai pasireiškia tik tada, kai valvula foraminis ovalis savo ventraliniu kraštu ne visiškai pasiekia limbus foraminis ovalis arba kai valvula foraminis ovalis dėl per mažo kraujospūdžio kairiajame prieširdyje lieka neprisiglaudusi prie antrosios pertvaros.

Su pirmaisiais naujagimio įkvėpimais pradėję funkcionuoti plaučiai iš karto paima iš dešiniojo širdies skilvelio daugiau kraujo, kuris pro plaučių venas patenka į kairįjį prieširdį. Dėl to pastarajame kraujospūdis didėja, pirmoji prieširdžių pertvara lieka prispausta prie antrosios. Šios abi pertvaros sulimpa, susijungia, ir foramen ovale užsidaro.

Ventromedialinė dešiniojo prieširdžio dalis ir dešinioji širdies ausytė vystosi iš pirminio bendrojo prieširdžio dešiniosios pusės. Čia vidinis paviršius nelygus, turi trabeculae carneae. Likusi dorsolateralinė didesnė dešiniojo prieširdžio dalis vystosi iš veninio ančio (sinus venosus). Jos vidinis paviršius lygus.

Mažesnė ventromedialinė kairiojo prieširdžio dalis ir kairioji širdies ausytė vystosi iš pirminio bendrojo prieširdžio kairiosios pusės. Čia vidinis paviršius irgi nelygus, turi trabeculae carneae. Didesnė likusi dorsolateralinė kairiojo prieširdžio dalis vystosi iš plaučių venos kamieno ir išsivysčiusi turi lygų vidinį paviršių. Pradžioje į kairiojo prieširdžio sienelės sudėtį išsiplėsdamas įeina pagrindinis plaučių venos kamienas iki savo suskilimo į dvi pirmąsias venines šakas. Tada šio iš pat pradžių trumpo plaučių venos kamieno abi pirmosios šakos jau atsiveria atskirai tiesiog į kairįjį prieširdį. Vėliau ir šios abi plaučių venos šakos išsiplėsdamos įeina savo sienelėmis, iki joms suskylant į pirmąsias jų šakas, į kairiojo prieširdžio sienelės sudėtį. Po to jau galutinai į kairįjį prieširdį tiesiog atsiveria keturios plaučių venos šakos, o buvusieji šių šakų kamienai sudaro kairiojo prieširdžio sienelės dorsolateralinę dalį.

Augančio bendrojo širdies skilvelio išoriniame paviršiuje pastebima vaga, skirianti dešinįjį skilvelį nuo kairiojo. Ties šia vaga bendrojo skilvelio ertmėje iš širdies viršūnės srities pradeda augti tarpskilvelinė širdies pertvara *(septum interventriculare proprium)*. Ji taip auga kranialiai ir spiraliai, kad savo dorsaline dalimi įauga į bendrą atrioventrikulinę angą, o ventraline — į arterinį kamieną (truncus arteriosus).

Tarpskilvelinės pertvaros dorsalinė dalis, įauganti į bendrą atrioventrikulinę angą, nepasiekia tiesiai į tą pat angą įaugusios prieširdžių pertvaros, bet lieka dešinėje šios pertvaros pusėje. Tuo būdu bendroje atrioventrikulinėje angoje skilvelių pertvara nesusijungia tiesiog su prieširdžių pertvara. Tarp šių abiejų pertvarų čia pasilikusį tarpą uždaro iš endokardo išauganti raukšlė, iš kurios ir išsivysto šias abi pertvaras jungianti pars atrioventricularis septi

membranacei. Išsivysčius skilvelių pertvarai, širdis padalijama į du prieširdžius ir du skilvelius.

Arterinio kamieno kaudalinė, į bendrąjį širdies skilvelį pereinanti išsiplėtusi dalis vadinama *bulbus arteriosus*. Bulbus arteriosus kaudalinė dalis, besivystant širdžiai, įtraukiama į širdies skilvelių sudėtį. Todėl šią bulbus arteriosus dalį atitinkanti bulbus arteriosus besivystančios pertvaros dalis vėliau įeina į širdies skilvelių pertvaros sudėtį, sudarydama membraninę šios pertvaros dalį, pars membranacea septi interventricularis. Jei širdies skilvelių pertvara nesuauga su bulbus arteriosus pertvara, pro čia likusią angą kairiojo širdies skilvelio arterinis kraujas gali susisiekti su dešiniojo širdies skilvelio veniniu krauju.

Arterinio kamieno ir jo tęsinio širdies link (bulbus arteriosus) viduje iš šoninių sienelių išauga išilginės raukšlės, kurios savo laisvaisiais kraštais artėja viena prie kitos, susijungia ir sudaro arterinio kamieno ir bulbus arteriosus pertvarą *(septum aorticopulmonale)*. Ši pertvara dėl viso širdies vamzdelio spiralinio sukimosi vystymosi metu eina spiraliai. Jai išsivysčius, iš arterinio kamieno ir bulbus arteriosus ventralinės kairiosios dalies išsivysto plaučių arterija (a. pulmonalis), išeinanti iš dešiniojo širdies skilvelio, iš dorsalinės dešiniosios dalies — aortos kylančioji dalis, išeinančioji iš kairiojo širdies skilvelio.

Širdies vožtuvai vystosi iš endokardo raukšlių. Su vožtuvų užuomazga susirišę raumenys, besivystant vožtuvams, išsikiša į širdies ertmę kaip musculi papillares.

Kur arterinis kamienas pereina į širdies skilvelius, pradžioje susidaro keturių vožtuvų užuomazgos: ventralinio, dorsalinio ir dviejų šoninių. Arterinio kamieno pertvara, padalydama šį kamieną į aortą ir plaučių arteriją, padalija ir šoninius vožtuvus (kiekvieną į du). Kadangi, dalijantis arteriniam kamienui, ties vožtuvais esanti ventralinė jo dalis sudaro plaučių arteriją, o dorsalinė — aortą, tai dėl to plaučių arterija turi vieną ventralinį ir du šoninius vožtuvus, o aorta — vieną dorsalinį ir du šoninius.

Atrioventrikulinėje širdies angoje, dar prieš išsivystant prieširdžių pertvarai, iš endokardo susidaro dvi raukšlės — ventralinė ir dorsalinė, kurios yra dviejų vožtuvų pradžia. Vėliau, kai besivystanti prieširdžių pertvara pasiekia šiuos vožtuvus, bendra atrioventrikulinė anga lieka padalyta į dvi atrioventrikulines angas. Iš dviejų šios buvusios bendros angos vožtuvų dešinėje atrioventrikulinėje angoje dabar išsivysto triburis vožtuvas (valvula tricuspidalis) ir kairėje — dviburis (valvula bicuspidalis seu mitralis).

Iš pradžių besivystantieji širdies prieširdžių ir skilvelių raumenys tiesiog pereina vieni į kitus, bet antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį riboje tarp prieširdžių ir skilvelių iš jungiamojo audinio pradeda susidaryti fibrozinis žiedas (anulus fibrosus), kuris atskiria prieširdžių raumenis nuo skilvelių raumenų. Nuo ketvirtojo nėštumo mėnesio pradeda vystytis iš veninio sinuso sienelės į skilvelių pertvarą einantis širdies laidų sistemos pluoštas, jungiantis

prieširdžių raumenis su skilvelių raumenimis. Širdies laidų sistemos pluošto raumeninės skaidulos visam amžiui lieka embrioninės struktūros. Jos turi daug citoplazmos, bet labai mažai miofibrilių. Pastarosios koncentruojasi arčiau skaidulos paviršiaus.

Širdis pradeda ritmiškai susitraukinėti dar prieš išsivystant miokardo miofibrilėms. Jau trečiąją embrioninio vystymosi savaitę besivystančio žmogaus embriono širdies vamzdelis pradeda ritmiškai susitraukinėti apie 90 kartų per minutę. Vėliau šie susitraukimai tampa dažnesni — iki 130—140 kartų per minutę.

Širdies inervacija ankstyva, besivystant širdies sienelei. N. vagus skaidulos įauga į širdį anksčiau, o n. sympathicus — kiek vėliau, besivystant širdies sienelės kraujagyslėms.

Širdies užuomazga susidaro aukštai kaklo srityje, o paskui besivystydama nuslenka žemyn į krūtinės ląstą.

Kraujagyslės

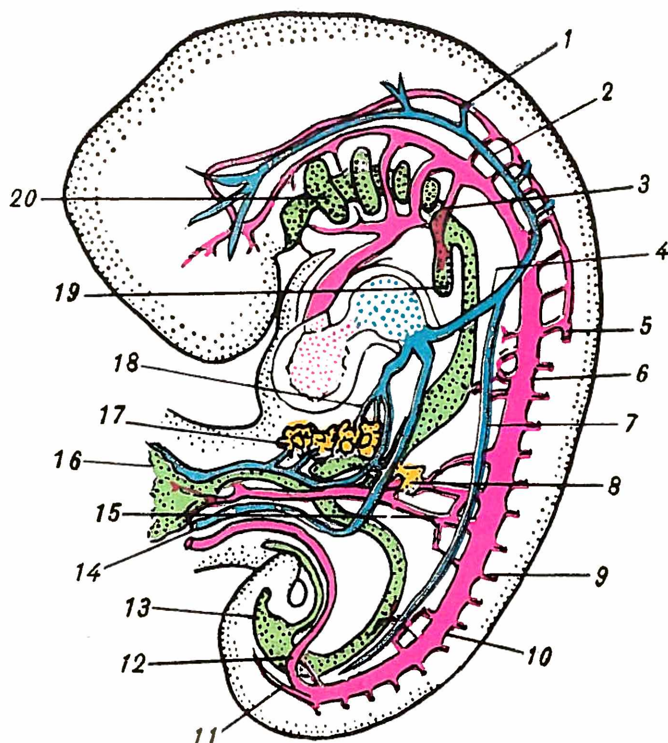
Pirmosios kraujagyslės susidaro mezenchimoje kaip difuziškai pasklidusių, vien iš endotelio sudarytų, nelygaus diametro kapiliarų nepertraukiamas tinklas. Vėliau vieni šių kapiliarų ir lieka kapiliarais, arba netgi išnyksta, o kiti — vystosi toliau, didėja: iš jų atsiranda stambios arterijos bei venos. Kadangi visos kraujagyslės vystosi iš pradinio ištiso kapiliarų tinklo, todėl jų vystymesi lengvai susidaro įvairių variacijų.

Kraujagyslių vystymosi pradžia pastebima 20 dienų žmogaus gemalo trynio maišo sienelėje ir trofoblasto gaureliuose. Tuoj po to kraujagyslės pradeda susidaryti ir embriono kūno mezenchimoje tarp mezodermos ir entodermos. Pirmiausia embrione atsiranda širdies vamzdelių ir tuoj pat iš kranialinio širdies galo išeinančių dviejų aortų bei į kaudalinį širdies galą ateinančių dviejų bambinių venų užuomazgos. Šių pirmųjų embrioninių kraujagyslių užuomazgos susidaro mezenchimoje vystantis pirmiesiems mezodermos segmentams.

Maždaug 17 mezodermos segmentų turinčiame 21—23 dienų žmogaus gemale prasideda pradinė kraujotaka. Tada susijungia į vieną sistemą tryninės, gaurelinio dangalo ir embriono kraujagyslės (75 pav.).

Arterijos

Arterijų pagrindinių kamienų tolesnis vystymasis susijęs su žiaunų srities išsivystymu galviniame virškinamojo trakto gale. Iš širdies vamzdelio arterinio kamieno embrioninės kraujotakos pradžioje išeina dvi ventralinės kylančiosios aortos, kurios ventraline pirminės žarnos žiaunų srities puse eina link pirmojo žiauninio lanko. Abi ventralinės aortos ryklės šonais pereina į dorsalinę pirminės žarnos žiaunų srities pusę, kur tampa dorsalinėmis. Pastarosios eina dorsalinėje pirminės žarnos pusėje nugaros stygos šonais į uodeginį embriono galą. Iš dorsalinių



75 pav. Penkių savaičių žmogaus embriono kraujagyslių vystymosi schema (pagal B. Petenq ir kitus autorius)

1 — a. vertebralis; *2* — a. cardinalis cranialis; *3* — šeštoji žiauninių lankų arterija; *4* — v. cardinalis communis; *5* — a. subclavia; *6* — a. thoracica; *7* — v. cardinalis caudalis; *8* — pancreas; *9* — segmentinė arterija; *10* — aorta abdominalis; *11* — a. sacralis mediana; *12* — a. umbilicalis; *13* — kloaka; *14* — v. umbilicalis; *15* — a. omphalomesenterica; *16* — trynio maišas; *17* — kepenys; *18* — v. hepatica; *19* — kvėpavimo aparato užuomazga; *20* — galvinės žarnos žiaunų sritis

aortų į trynio maišo sienelę anksti išauga dvi tryninės arterijos *(aa. omphalomesentricae)*. Uodeginiai dorsalinių aortų galai užlinksta uodeginiame embriono gale į ventralinę pusę ir pereina į virkštelę. Čia jie vadinami bambinėmis arterijomis *(aa. umbilicales)*. Bambinės arterijos išsišakoja gaurelinio dangalo gaureliuose.

Augant embriono uodeginiam galui, iš dorsalinių aortų uodeginių galų, kur jos, ventraliai užlinkdamos, pereina į bambines arterijas, atsiranda dvi uodeginės arterijos *(aa. caudales)*.

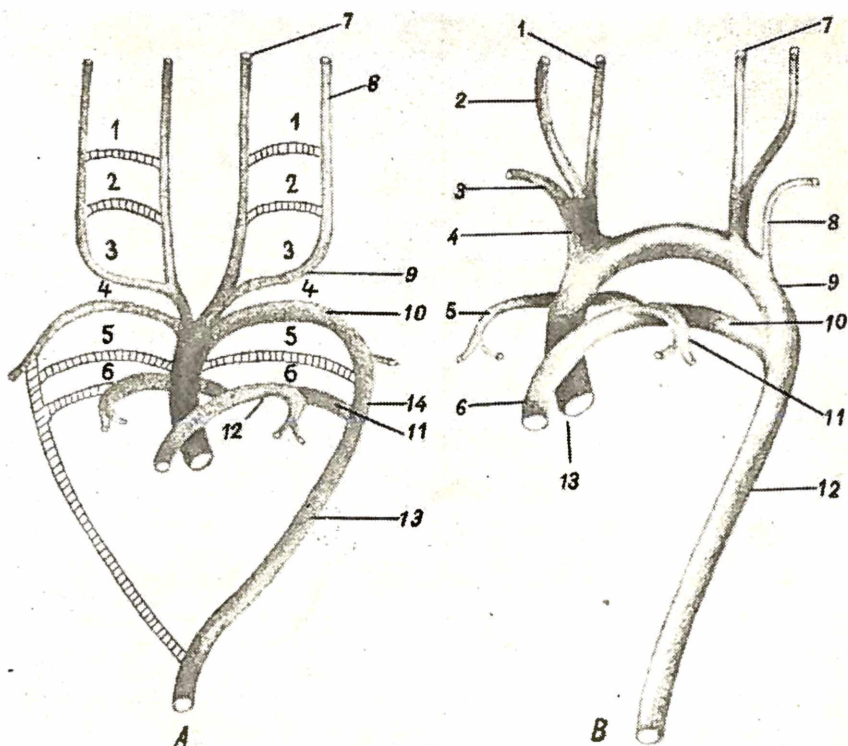
Abi dorsalinės aortos gana anksti (17 mezodermos segmentų turinčiame žmogaus embrione) pradeda ties viduriu susijungti į vieną.

Besivystančiai širdžiai slenkant kaudaliai, iš jos išeinančios ventralinės aortos ilgėja. Besivystant žiaunų lankams, iš ventralinių aortų į dorsalines ryklės šonuose išauga šešios žiauninių arterijų poros (76 pav.). Tačiau visos šešios kartu pastebimos tik labai trumpai, esant žmogaus embrionui 5 mm ilgio. Išsivystant šeštajai žiauninei arterijai, nyksta pirmoji, išnykus pirmajai,— tuoj išnyksta antroji ir penktoji. 6 mm ilgio žmogaus embrione yra likusios tik trečioji, ketvirtoji ir šeštoji žiauninės arterijos. Šešių milimetrų ilgio žmogaus embrione iš dorsalinių aortų galvinių galų link tada jau besivystančių galvos smegenų pūslelių išauga aa. carotis internae kamienai. Išnykus pirmajai ir antrajai žiauninėms arterijoms, aa. carotis internae pradžią sudaro trečioji žiauninė arterija. Ventralinių aortų dalys, esančios tarp trečiosios ir ketvirtosios žiauninių arterijų, sudaro aa. carotis communes. Iš ventralinių aortų galvinių galų, esančių kranialiai nuo trečiosios žiauninės arterijos, vystosi aa. carotis externae.

Dvylikos milimetrų ilgio žmogaus embrione išnyksta dorsalinių aortų galai, esantieji tarp trečiosios ir ketvirtosios žiauninių arterijų. Tada iš arterinio kamieno dalis kraujo eina pro aa. carotis communes link galvos, o kita dalis — pro ketvirtąsias žiaunines arterijas į dorsalinę aortą.

Dvylikos milimetrų ilgio žmogaus embriono arterinį kamieną spiralinė pertvara pradeda perskirti į plaučių arterijos kamieną ir aortą. Po šio perskyrimo iš dešiniojo širdies skilvelio pro plaučių arterijos kamieną tekantis kraujas patenka tik į šeštąją žiauninę arteriją. Iš pastarosios į besivystančius plaučius išauga plaučių arterijos šakos. Likusioji dešiniosios šeštosios žiauninės arterijos dalis išnyksta. Kairioji šeštoji žiauninė arterija iki gimimo yra susijungusi su dorsaline aorta. Ši jungtis vadinama arteriniu lataku *(ductus arteriosus)*. Pro jį, kol nefunkcionuoja plaučiai, didesnė dalis iš dešiniojo širdies skilvelio į a. pulmonalis ateinančio kraujo teka tiesiog į aortą, aplenkdama plaučius. Tik po gimimo, pradėjus funkcionuoti plaučiams, arterinis latakas išnyksta; tada visas kraujas iš dešiniojo širdies skilvelio pro a. pulmonalis teka į plaučius.

Iš arterinio kamieno susidarius plaučių arterijai ir aortai, iš kairiojo širdies skilvelio pro aortą tekantis kraujas toliau patenka į trečiąją ir ketvirtąją žiauninę arterijas. Tuo laiku dešiniosios dorsalinės aortos galvinis galas, esantis žemiau ketvirtosios žiauninės arterijos, nyksta. Tada dešinioji ketvirtoji žiauninė arterija



76 pav. Žmogaus embriono pagrindinių arterijų kamienų vystymosi schema (H Bėnigas)

A — ankstyva vystymosi stadija. Schemoje skersai ruožuotos arterijos vėliau išnyksta: *1, 2, 3, 4, 5, 6* — atitinkamos žiauninės arterijos; *7* — a. carotis externa sinistra; *8* — a. carotis interna sinistra; *9* — a. carotis interna lankas; *10* — aortos lankas; *11* — ductus arteriosus; *12* — a. pulmonalis; *13* — aorta dorsalis sinistra; *14* — a. subclavia sinistra; *B* — vėlesnė vystymosi stadija: *1* — a. carotis externa dextra; *2* — a. carotis interna dextra; *3* — a. subclavia dextra; *4* — truncus brachiocephalicus; *5* — a. pulmonalis dextra; *6* — truncus pulmonalis; *7* — a. carotis externa sinistra; *8* — a. subclavia sinistra; *9* — arcus aortae; *10* — ductus arteriosus; *11* — a. pulmonalis sinistra; *12* — aorta descendens; *13* — aorta ascendens

vystosi kaip a. subclavia dextra, o kairioji — sudaro aortos lanką (arcus aortae). Kairioji a. subclavia išauga atskirai iš aortos.

Galutinė aorta išsivysto iš: 1) arterinio kamieno dorsalinės dalies, 2) kairiosios ventralinės aortos kaudaliau nuo ketvirtosios žiauninės arterijos esančios dalies, 3) kairiosios ketvirtosios žiauninės arterijos ir 4) kaudaliau ketvirtosios žiauninės arterijos esančios dorsalinės aortos.

Anksti iš dorsalinės aortos išauga ventralinės, dorsalinės ir lateralinės segmentinės arterijos. Ankščiausiai pradeda vystytis aortos ventralinės šakos. Pradžioje jos būna porinės ir panašiai kaip žiauninės arterijos supa pirminį virškinamąjį traktą bei jį maitina. Iš jų išsivysto dvi tryninės arterijos, kurios, nykstant trynio maišui, irgi greit išnyksta. Kitos aortos ventralinės šakos netrukus tampa neporinėmis ir nyksta. Iš jų lieka ir toliau vystosi tik a. coeliaca, a. mesenterica superior ir a. mesenterica inferior. Kai kurie autoriai aortos ventralinėms šakoms priskiria ir aa. umbilicales. Tačiau šios arterijos embrioniniu periodu (bent pradžioje) sudaro tiesioginį uodeginio aortos galo tęsinį.

Kiek vėliau, negu ventralinės, vystosi dorsalinės segmentinės porinės aortos šakos. Iš jų išsivysto aa. intercostales, aa. lumbales, aa. sacrales.

Paskiausiai pradeda vystytis lateralinės segmentinės porinės aortos šakos, bet dauguma jų jau antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį išnyksta. Iš likusių išsivysto aa. phrenicae, aa. suprarenales, aa. renales, aa. spermaticae internae.

Kojų ir rankų užuomazgos pradeda vystytis kaip embriono kūno sienelės iškyšuliai. Kadangi kiekvienos galūnės pradžią sudaro keleto kūno segmentų audiniai, tai į besivystančią galūnę įauga keletas segmentinių aortos šakelių. Tačiau, besivystant galūnei, dauguma šių aortos šakelių nyksta: lieka ir vystosi tik viena galūnę maitinanti arterija — a. brachialis (a. iliaca).

Venos

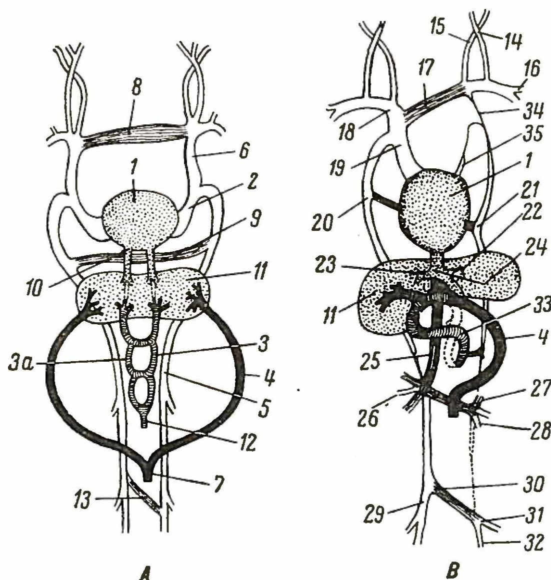
Venų vystymasis gana sudėtingas. Įvairių autorių vadovėliuose duodamas scheminis venų vystymosi aprašymas daugiau ar mažiau skirtingas.

Žmogaus trečiosios embrioninio vystymosi savaitės pabaigoje jau pastebima susidarant tris poras venų, ateinančių į veninį širdies sinusą: dvi tryninės venos (*vv. omphalomesentericae*), dvi bambinės venos (*vv. umbilicales*) ir dvi bendrosios pagrindinės venos (*vv. cardinales communes*) (77 pav.). Tryninės venos ateina iš trynio maišo sienelės, eina ductus omphaloentericus šonais, pasiekia tą pirminės žarnos dalį, iš kurios vėliau vystosi dvylikapirštė žarna. Šios žarnos šonais ir toliau ventraliniu žarnų pasaitu tryninės venos eina į širdies veninį sinusą.

Besivystant vėliau iš dvylikapirštės žarnos užuomazgos epitelio ventraliniame dvylikapirštės žarnos pasaite kepenims, tryninės venos eina kaudaliniu kepenų paviršiumi. Tada iš šių venų išauga veninės šakos į besivystančias kepenis. Aukščiau šių šakų iš kepenų vėl išeina veninės šakos, kurios sueina arti širdies veninio sinuso į dešiniosios tryninės venos kamieną. Tada tryninių venų dalys, esančios žemiau kepenų, vadinamos *vv. advehentes hepatis,* nes jomis teka kraujas iš tryninių venų į kepenis. Iš kepenų į dešiniosios

tryninės venos kamieną einančios veninės šakos dabar vadinamos *vv. revehentes hepatis,* nes jomis išteka kraujas iš kepenų.

Abi vv. advehentes hepatis susijungia tarpusavyje trimis anastomozėmis, ir toliau, persitvarkant atskiroms dalims, iš jų



77 pav. Venų vystymosi schema (A. Knorė)

A — ankstesnė, *B* — vėlesnė vystymosi stadija: *1* — dešinysis prieširdis; *2* — v. cardinalis communis sinistra; *3* — kairioji tryninė vena; *3a* — dešinioji tryninė vena; *4* — kairioji bambinė vena; *5* — v. cardinalis caudalis sinistra; *6* — v. cardinalis cranialis sinistra; *7* — bambinė vena; *8* — anastomozė tarp abiejų vv. cardinales craniales; *9* — viršutinė anastomozė tarp abiejų vv. cardinales caudales; *10* — vv. revehentes hepatis; *11* — kepenys; *12* — v. portae susidarymas iš abiejų tryninių venų; *13* — apatinė anastomozė tarp abiejų vv. cardinales caudales; *14* — v. jugularis externa sinistra; *15* — v. jugularis interna sinistra; *16* — v. subclavia sinistra; *17* — v. brachiocephalica sinistra; *18* — v. brachiocephalica dextra; *19* — v. cava superior; *20* — v. azygos; *21* — v. hemiazygos; *22* ir *23* — v. hepatica; *24* — ductus venosus Arantii; *25* — v. cava inferior; *26* — v. renalis dextra; *27* — v. suprarenalis sinistra; *28* — v. testicularis (seu v. ovarica) sinistra; *29* — v. iliaca communis dextra; *30* — v. iliaca communis sinistra; *31* — v. iliaca externa sinistra; *32* — v. iliaca interna sinistra; *33* — v. portae; *34* — nykstančios v. cardinalis cranialis sinistra liekanos; *35* — sinus coronarius cordis užuomazga

susidaro viena vena — v. portae, į kurią jau penktąją embrioninio vystymosi savaitę įeina venos iš skrandžio, žarnų ir blužnies.

Kairiosios tryninės venos kamienas anksti nyksta. Į dešiniosios tryninės venos kamieną iš kepenų ateinančios vv. revehentes hepatis vėliau vystosi kaip v. hepatica. Iš dešiniosios tryninės venos kamieno vėliau vystosi kranialinis v. cava inferior galas. Tada v. hepatica lieka įeinančia į v. cava inferior.

Bambinės venos ateina iš gaurelinio dangalo gaurelių ir, eidamos virkštele, pasiekia embriono bambą. Toliau šios venos eina embriono pilvo sienele, aplenkdamos iš šonų celomą. Ties šiomis venomis į celomą susidaro pilvo sienelės raukšlė, vėliau duodanti pradžią skersinei pertvarai, iš kurios vystosi dangos. Bambinės venos, pasiekusios dorsalinę celomo pusę, pasisuka ventraliai ir ventraliniu žarnų pasaitu eina į veninį širdies sinusą.

Ketvirtąją embrioninio vystymosi savaitę bambinės venos besivystančių kepenų kraštuose susijungia su tryninių venų į kepenis einančiomis šakomis. Tada iš bambinių venų kraujas gali tekėti pro kepenis.

Dešinioji bambinė vena 6 mm ilgio žmogaus embrione atrofuojasi ir visai išnyksta; lieka tik kairioji. Kadangi dar prieš tai bambinės venos susijungia su tryninių venų į kepenis einančiomis šakomis, tai vėliau, iš šių šakų išsivysčius v. portae ir išnykus dešiniajai bambinei venai, likusi kairioji bambinė vena yra susijungusi su v. portae. Be to, tarp kairiosios bambinės venos ir kamieno dešiniosios tryninės venos, iš kurios vystosi kranialinė v. cava inferior dalis, atsiranda veninė anastomozė — *ductus venosus Arantii*. Tada iš placentos kraujas, atėjęs dabar jau vien kairiąja bambine vena, gali tekėti dalinai pro v. portae per kepenis, o dalinai — tiesiog pro ductus venosus Arantii į v. cava inferior. Pro bambinę veną embrionas gauna iš placentos deguonį ir maisto medžiagas. Po gimimo, naujagimis pradeda gauti deguonį pro plaučius iš oro, o maistą — pro virškinamąjį traktą. Tada, perrišus virkštelę, kartu su bambinėmis arterijomis nyksta ir bambinė vena.

Keturių milimetrų ilgio žmogaus embrione pradeda vystytis pagrindinių venų sistema. Abiejose kūno pusėse, lateraliai nuo dorsalinių aortų, vystosi simetriškai po vieną kranialinę ir kaudalinę pagrindines venas (*vv. cardinalis cranialis et caudalis*). Kiekvienos pusės kranialinė pagrindinė vena širdies aukštumoje susijungia su tos pat pusės kaudaline pagrindine vena ir sudaro bendrą veną (v. cardinalis communis). Abiejų pusių šios venos įeina į veninį širdies sinusą.

Kranialinės pagrindinės venos pradžioje trumpos, bet vėliau, širdžiai slenkant kaudaliai, jos ilgėja. Į kranialinius dešiniosios ir kairiosios kranialinės pagrindinės venos galus sueina v. jugularis interna, v. jugularis externa ir v. subclavia.

Antrąjį nėštumo mėnesį tarp abiejų kranialinių pagrindinių venų vystosi anastomozė, kuri eina nuo kranialinio kairiosios pagrindinės venos galo į dešinę kaudaliai ir įeina į dešiniąją kranialinę pagrindinę veną. Iš šios anastomozės susidaro v. brachiocephalica sinistra. Iš kranialiau nuo šios anastomozės esančios dešiniosios kranialinės pagrindinės venos dalies vystosi v. brachiocephalica dextra. Iš kaudaliau nuo šios anastomozės esančios dešiniosios kranialinės pagrindinės venos ir dešiniosios bendrosios pagrindinės venos (v. cardinalis communis dextra) atsiranda v. cava superior. Kairiosios kranialinės pagrindinės venos dalis, esanti tarp

v. brachiocephalica sinistra ir kairiosios bendrosios pagrindinės venos, išnyksta. Nyksta taip pat kairioji bendroji pagrindinė vena. Tik prie pat širdies esanti kairiosios bendrosios pagrindinės venos dalis išlieka ir iš jos vystosi sinus coronarius cordis, o iš jame likusios kairiosios kranialinės pagrindinės venos liekanos — v. obliqua atrii sinistri.

Kaudalinės pagrindinės venos toliau vystosi sudėtingu, lig šiol dar ne visai ištirtu būdu, kurį įvairūs autoriai skirtingai aprašo. Paprasčiausiai šių venų tolesnio vystymosi eigą galima vaizduotis taip: tarp šių venų susidaro trys anastomozės. Iš tiesų šios anastomozės susidaro ne tiesiog tarp šių venų, bet per tarpinius veninius kamienus.

Iš kairiosios pagrindinės kaudalinės venos kranialinės dalies išsivysto v. hemiazygos, iš dešiniosios — v. azygos. Pirmoji kranialinė anastomozė, iš trijų tarp kaudalinių pagrindinių venų susidariusių anastomozių, jungia v. hemiazygos su v. azygos.

Iš antrosios anastomozės vystosi v. renalis sinistra. Iš dešiniosios tryninės venos kamieno iki antrosios anastomozės tarp kaudalinių pagrindinių venų išauga kranialinis v. cava inferior galas, o tolesnė kaudalinė v. cava inferior dalis vystosi iš žemiau antrosios anastomozės esančios dešiniosios kaudalinės pagrindinės venos dalies.

Iš trečiosios anastomozės tarp kaudalinių pagrindinių venų vystosi v. iliaca communis sinistra. V. iliaca communis dextra susidaro iš kaudaliau nuo šios anastomozės likusios dešiniosios kaudalinės pagrindinės venos dalies. Į v. iliaca communis ateina v. iliaca externa ir v. iliaca interna.

Limfagyslės

Limfagyslės vystosi mezenchimoje iš vietinių tarpląstelinių plyšelių, kurie jungiasi tarpusavyje. Juos supančios mezenchimos ląstelės suplokštėdamos tampa šiuos plyšelius išklojančiu endoteliu.

Pirmosios limfagyslės pradeda atsirasti antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje prie kaudalinio v. jugularis interna galo, mesenterium šaknyje ties antinksčiais, prie juosmens slankstelių, kur gauna pradžią cisterna chyli, prie v. iliaca interna. Visos šios limfagyslės iš pradžių ilgą laiką susijungusios su kaimyninėmis venomis, bet vėliau šis ryšys nutrūksta. Tik į kaudalinį v. jugularis interna galą atsiveriančios limfagyslės visam laikui tokios ir pasilieka. Tolesnis limfagyslių vystymasis toks, kad dalinai iš esamų limfagyslių išauga naujos, o dalinai vis nauji mezenchimos tarpląsteliniai plyšeliai tampa limfagyslėmis.

Susidariusios atskiros limfagyslių grupių užuomazgos vėliau ilgėdamos jungiasi tarpusavyje į vieningą limfagyslių sistemą. Iš abiejų v. jugularis interna kaudaliniame gale susidariusių limfagyslių grupių auga po vieną kamieną kaudaliai. Šie du limfiniai kamienai krūtinės ląstos srityje už aortos susijungia į vieną sudarydami

ductus thoracicus kranialinę dalį. Nuo cisterna chyli link šių kamienų kranialiai augantis limfinis indas, susijungdamas su šiais kamienais, sudaro ductus thoracicus kaudalinę dalį. Kaudaliai cisterna chyli jungiasi su vv. iliacae internae limfagyslių grupėmis.

Ductus thoracicus vystymesi gali pasireikšti šie trūkumai: jis gali būti dešinėje pusėje, gali būti dvigubas, sudarytas iš atskirų segmentų.

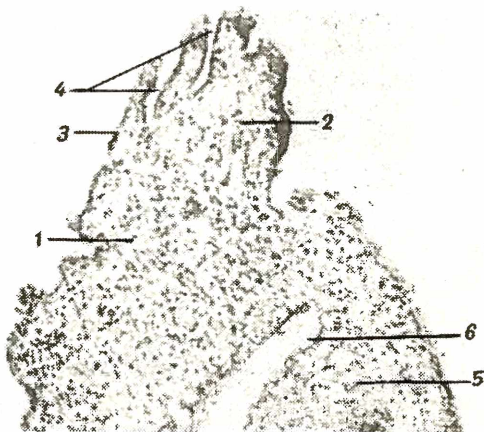
Pirminių limfagyslių grupių susidarymo židiniuose pradžioje išsivysčiusios platesnės limfinės ertmės vėliau, vystantis limfagyslėms, nyksta, tik viena cisterna chyli pasilieka ir vėliau.

Limfiniai mazgai

Limfiniai mazgai pradeda vystytis trečiąjį nėštumo mėnesį aplink pirmines limfagyslių grupes. Plintant limfagyslių sistemai, vėliau (dalinai jau po gimimo) vystosi kitos limfinių mazgų grupės aplink limfagysles. Iš pradžių, limfinio mazgo susidarymo vietoje greičiau besidauginant mezenchimos ląstelėms, atsiranda tankesnis mezenchiminių ląstelių mazgelis. Vėliau dalis šių ląstelių tampa limfinio mazgo retikulinėmis ląstelėmis, makrofagais, o dalis — dauginasi, ir iš jų vystosi limfocitai. Limfinių mazgų limfiniuose folikuluose šviesus dauginimosi, arba reakcijos, centras atsiranda tik po gimimo.

Blužnis

Žmogaus blužnis pradeda vystytis pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje. Tada dorsalinio mezogastriumo kairėje pusėje susidaro mezenchiminių ląstelių sutankėjęs mazgelis, iškylantis į dorsalinio mezogastriumo paviršių ir padengtas celominiu epiteliu, mezoteliu (78 pav.).



78 pav. Žmogaus embriono (14,5 mm ilgio) blužnies ankstyva vystymosi stadija (J. Masevičiaus preparatas)

1 — dorsalinis skrandžio pasaitas (mesogastrium dorsale); 2 — blužnies užuomazga; 3 — blužnies užuomazgos paviršių dengiantis mezotelis; 4 — mezotelio įlankos į blužnies užuomazgą; 5 — skrandžio sienelės mezenchima; 6 — skrandžio epitelis

Kartais susidaro ne viena, bet keletas tokių blužnies užuomazgų. Tada išsivysto ne viena, bet kelios blužnys.

Keturių centimetrų ilgio žmogaus embrione pradeda vystytis blužnies trabekulės, tarp kurių susidaro blužnies kraujagyslių tinklas, o aplink jį daugėja laisvų bazofilinių ląstelių, savo struktūra primenančių hemocitoblastus.

Nuo penktojo nėštumo mėnesio blužnyje prasideda intensyvus eritrocitų ir leukocitų vystymasis, kuris tęsiasi iki gimimo. Po gimimo šis vystymasis sustoja. Toliau blužnyje susidaro limfocitai, o dalinai ir monocitai.

Dar embrioniniu periodu blužnies veninių prekapiliarų, vadinamų sinusų, endotelis įgauna sincicinę struktūrą, o aplink jį išsivysto retikulinių skaidulų ir ląstelių tinklas. Šių veninių sinusų endotelis ir tarp šių sinusų esančios mezenchiminės retikulinės ląstelės lieka visam amžiui makrofagais. Aplink smulkias arterines kraujagysles vystosi limfiniai folikulai.

Embrioninė kraujotaka

Antrąjį embrioninio vystymosi mėnesį trynio maišo kraujagyslės išnyksta, lieka tik placentinė kraujotaka, kuri veikia iki gimimo.

Embrioninėje kraujotakoje arterinis ir veninis kraujas nėra griežtai atskirti (79 pav.).

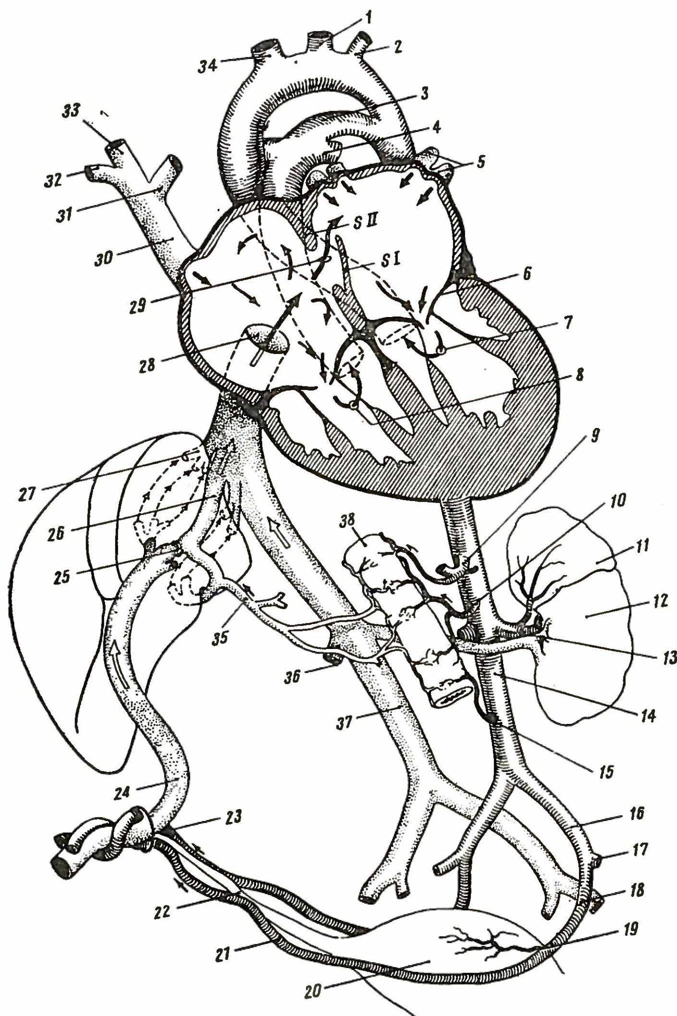
Iš placentos gaurelinio dangalo gaurelių kapiliarų arterinis kraujas pro v. umbilicalis atiteka į embrioną. Dalis šio kraujo pro v. umbilicalis anastomozę su v. portae eina į kepenis. Bet pro v. portae į kepenis iš virškinamojo trakto atbėga veninis kraujas. Todėl čia arterinis kraujas susimaišo su veniniu. Šis mišrus kraujas iš kepenų pro v. hepatica suteka į v. cava inferior. Didesnė pro v. umbilicalis iš placentos atitekančio arterinio kraujo dalis patenka tiesiog į v. cava inferior pro ductus venosus (Arantii), kuris jungia v. umbilicalis su v. cava inferior. Bet pro v. cava inferior iš kaudalinės embriono kūno dalies teka veninis kraujas. Todėl čia yra antra vieta, kur arterinis v. umbilicalis kraujas susimaišo su veniniu krauju.

Visas šis mišrus kraujas toliau pro v. cava inferior patenka į dešinįjį prieširdį, kur susimaišo su iš embriono galvos srities pro v. cava superior čia atitekančiu veniniu krauju. Didesnė šio mišraus kraujo dalis pro foramen ovale teka iš dešiniojo prieširdžio į kairįjį, čia susimaišo su pro plaučių venas ateinančiu veniniu krauju ir toliau teka į kairįjį skilvelį, o iš jo — į aortą. Kita dalis mišraus kraujo iš dešiniojo prieširdžio teka į dešinįjį skilvelį ir iš čia — į a. pulmonalis.

Mažesnis kraujo kiekis pro a. pulmonalis teka į plaučius, kurie embrioniniu laikotarpiu dar nefunkcionuoja, o didesnis — iš a. pulmonalis pro ductus arteriosus (Botalli) į aortą. Čia vėl susimaišo pro a. pulmonalis ir pro aortą atitekantis kraujas.

Embriono aortos tarpas tarp a. subclavia sinistra ir ductus arteriosus (Botalli) yra ta vieta, kur susiduria pro aortą ir pro ductus arteriosus tekančio kraujo srovės. Šioje vietoje, kaip vystymosi trūkumas kartais lieka aortos susiaurėjimas ar užakimas.

Pro aortą mišrus kraujas dalinai teka į embriono organus, o dalinai pro bambines arterijas — į placentą, kur gaurelinio dangalo gaurelių kapiliaruose vėl tampa arteriniu.



79 pav. Žmogaus embrioninė kraujotaka prieš gimimą (B. Petenas)

1 — a. carotis communis sinistra; *2* — a. subclavia sinistra; *3* — ductus arteriosus; *4* — a. pulmonalis sinistra; *5* — vv. pulmonales sinistrae; *6* — mitralinis vožtuvas; *7* — įėjimas į aortos angą iš kairiojo širdies skilvelio; *8* — įėjimas į plaučių arteriją iš dešiniojo širdies skilvelio; *9* — truncus coeliacus; *10* — a. mesentrica superior; *11* — antinkstis; *12* — inkstas; *13* — a. renalis sinistra: *14* — aorta; *15* — a. mesenterica inferior; *16* — a. iliaca communis; *17* — a. iliaca externa; *18* — a. iliaca interna; *19* — a. vesicalis superior; *20* — šlapimo pūslė; *21* — a. umbilicalis; *22* — urachus; *23* — bamba; *24* — v. umbilicalis; *25* — v. umbilicalis ryšys su ductus venosus ir su v. portae; *26* — ductus venosus (Arantii); *27* — v. hepatica; *28* — v. cava inferior anga į dešinįjį prieširdį; *29* — kraujo praėjimas iš dešiniojo prieširdžio į kairįjį prieširdį pro foramen ovale; *30* — v. cava superior; *31* — v. brachiocephalica sinistra; *32* — v. subclavia dextra; *33* — v. jugularis dextra; *34* — truncus brachiocephalicus; *35* — v. portae; *36* — v. renalis dextra; *37* — v. cava inferior; *38* — žarna; *SI* — pirmoji prieširdžių pertvara; *SII* — antroji prieširdžių pertvara

Embriono grynai arterinis kraujas teka tik pro v. umbilicalis. Juo toliau šis kraujas teka, tuo labiau jis susimaišo su veniniu krauju.

Arterinio kraujo maišymasis su veniniu vyksta, kaip aukščiau minėta, penkiose vietose: 1) kur v. umbilicalis anastomozuojasi su v. portae, 2) kur v. umbilicalis rišasi su v. cava inferior, 3) dešiniajame prieširdyje, 4) kairiajame prieširdyje ir 5) kur a. pulmonalis pro ductus arteriosus (Botalli) rišasi su aorta. Visi embriono organai gauna mišrų kraują, turintį mažiau deguonies, negu arterinis kraujas. Embriono kūno temperatūrą palaiko motinos organizmas, todėl embrionui mažiau reikia deguonies šilumos gamybos procesams. Be to, embriono organai, išskyrus širdį, vieni daugiau, kiti mažiau dar nėra pradėję vykdyti savo funkcijų. Embrionas ir naujagimis lengviau perneša deguonies stoką.

Embriono galvinis galas aprūpinamas daugiau deguonies turinčiu krauju, negu kojinis. Todėl jis ir vystosi greičiau.

Gimimo metu embriono aplinka griežtai keičiasi, todėl keičiasi ir jo kraujotaka. Naujagimis su pirmaisiais įkvėpimais jau pradeda gauti deguonį iš aplinkos oro. Tada bambinės arterijos susitraukia ir jomis kraujas iš embriono kūno jau daugiau negali tekėti. Kiek vėliau susitraukia ir bambinė vena. Virkštelė užrišama tada, kai ji nustoja pulsavusi. Susitraukiant po gimimo naujagimio bambinėms kraujagyslėms, tuo pat metu susitraukia ir ductus arteriosus (Botalli) sienelė; jis toliau visiškai nepraleidžia kraujo. Tada pro a. pulmonalis visas kraujas teka į dabar jau pradėjusius funkcionuoti plaučius ir į aortą veninis kraujas jau daugiau nebepatenka. Visi naujagimio organai, gaudami iš aortos grynai arterinį kraują, pradeda vykdyti savo funkcijas.

Iš pradėjusių funkcionuoti plaučių padidėjęs arterinio kraujo kiekis pro vv. pulmonales teka į kairįjį prieširdį. Dėl to čia padidėjęs kraujospūdis pirmąją prieširdžių pertvarą, sudarančią valvula foraminis ovalis, prispaudžia prie antrosios prieširdžių pertvaros, sudarančios limbus foraminis ovalis, ir foramen ovale užsidaro. Tuo būdu arterinis kairiosios širdies pusės kraujas lieka visiškai atskirtas nuo veninio dešiniosios širdies pusės kraujo.

Atskyrus naujagimį nuo placentos (užrišus ir perkirpus virkštelę), nyksta v. umbilicalis ir ductus venosus (Arantii). Tada į kepenis atiteka kraujas jau tik iš v. portae ir a. hepatica. Aa. umbilicales taip pat nyksta. Pasilieka tik jų proksimaliniai galai, iš kurių išsivysto aa. vesicales superiores.

ŠLAPIMO IR LYTINIŲ ORGANŲ SISTEMOS VYSTYMASIS

Vystydamiesi, o dalinai ir išsivystę šlapimo ir lytiniai organai yra tarpusavyje susirišę, ypač išvedamaisiais latakais. Didesnė minėtųjų organų dalis vystosi iš mezodermos. Tačiau dėl skirtingos vystymosi eigos šių organų vystymąsi tenka peržiūrėti atskirai.

Šlapimo organai

Šlapimo organai besivystydami praeina tris stadijas: p r o i n k s č i o *(pronephros)*, t a r p i n i o i n k s t o *(mesonephros)*, n u o l a t i n i o i n k s t o *(metanephros)*. Visos šios stadijos vystosi iš mezodermos segmentų kojyčių ir visos būna porinės.

Proinksčiai kaip ekskrecijos organas veikia tik apskritažiomenių, kai kurių kaulingųjų ir dvikvapių žuvų grupių organizme. Kitų žuvų ir amfibijų proinksčiai veikia tik ankstyvo vystymosi metu, o vėliau — nyksta. Vietoj jų šiems gyvūnams vystosi tarpiniai inkstai (mesonephros), kurie perima azotinės apykaitos liekanų išskyrimą.

Sauropsidų ir žinduolių embrioninio vystymosi metu taip pat vystosi ir proinksčiai, ir tarpiniai inkstai. Tačiau šių gyvūnų proinksčiai ne visai išsivysto ir nefunkcionuoja, o daugelio jų tarpiniai inkstai gerai išsivysto, bet funkcionuoja tik kai kurių rūšių. Dar embrioniniu periodu didesnė dalis šių gyvūnų tarpinių inkstų nyksta, o liekančios jų dalys įsijungia į besivystantį lytinį aparatą. Išskiriamąją funkciją perima nuolatiniai inkstai.

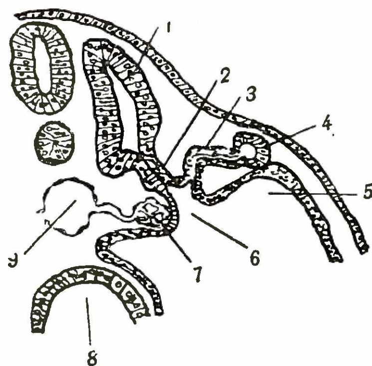
Einant nuo žemesniųjų prie aukštesniųjų stuburinių, viena po kitos sutinkamos trys viena už kitą komplikuotesnės inkstų stadijos. Einant minėtuoju keliu, darosi vis sudėtingesnė organizmo struktūra, didėja ir greitėja medžiagų apykaita, todėl inkstams, kaip išskyrimo organams, statomi vis didesni reikalavimai. Prisitaikydami didėjančiai funkcijai, jie didina savo funkcinį paviršių: ilgėja kanaliukai, daugėja kanaliukų ir glomerulų skaičius.

Be to, pastebėta, kad tų gyvūnų, kurių placentoje embriono kraują nuo motinos kraujo skiria didesnis ląstelių sluoksnių skaičius, tarpiniai inkstai geriau išsivysto. Matyt, ten, kur embriono medžiagų apykaitos liekanų pašalinimas per epiteliochorialinę ar sindesmochorialinę placentą yra sunkesnis, embriono tarpiniai inkstai atlieka pagalbinę medžiagų apykaitos liekanų išskyrimo funkciją.

Žmogaus proinksčiai

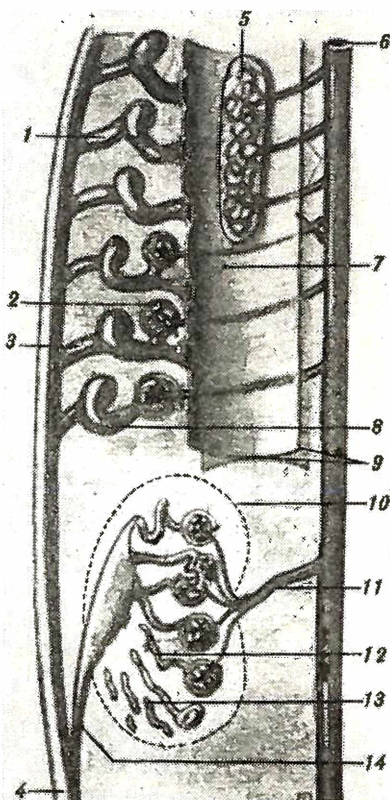
Žmogaus embriono proinksčiai pradeda vystytis tada, kai embrionas turi dar tik 14 mezodermos segmentų. Jie vystosi iš embriono kaklo srityje esančių mezodermos segmentų kojyčių, kurių kiekviena tampa kanalėliu. Tokio kanalėlio vienas galas jungiasi su mezodermos segmentu, o kitas — atsiveria į tada besivystantį celomą (80 pav.). Proinksčiai vystosi ne kartu visų segmentų kojytėse. Jų vystymasis prasideda nuo 4 segmento kojytės ir vėliau paeiliui pereina kaudaliai į sekančių segmentų kojytes. Pirmiausia iš būsimų proinksčių srities kranialiausio mezodermos segmento kojytės lateralinės sienelės lateraliai ir dorsaliai į mezenchimą, esančią tarp mezodermos ir ektodermos, išauga aklinas kanalėlis. Atvirasis jo galas pro mezodermos segmento kojytės kanalėlį atsiveria į celomą, o priešingas, aklinasis — nulinksta kaudaliai ir auga tol, kol pasiekia sekantį, kaudaliau nuo jo esantį tokį pat kanalėlį, besivystantį tuo pat būdu iš sekančios mezodermos

segmento kojytės. Aklinasis pirmojo kanalėlio galas, užlinkęs augdamas kaudaliai, pasiekęs sekančio tokio pat kanalėlio kaudaliai užlinkusį galą, į jį atsiveria. Šis antrasis kanalėlis vėl pakartoja tą patį procesą su sekančio segmento kanalėliu. Tuo būdu iš šių mezodermos segmentų kojyčių kanalėlių kaudaliai užlinkstančių ir tarpusavyje susijungiančių galų susidaro mezenchimoje tarp celomo ir ektodermos kaudaliai einantieji latakai — p r o i n k s č i ų l a t a k a i. Kaudalinis jų galas auga kaudaliai tol, kol pasiekia kloaką ir į ją atsiveria. Mezodermos segmentų kojyčių kanalėliai, sudarantieji proinkstį, vienu savo galu lieka atviri į celomą, o kitu — į proinksčių lataką. Greta



80 pav. Pronephros kanalėlis (B. Petenas)

1 — mezodermos segmentas; 2 — mezodermos segmento perėjimas į mezodermos segmento kojytę; 3 — pronephros kanalėlis, išsivystęs iš mezodermos segmento kojytės; 4 — pronephros latako skerspiūvis; 5 — celomas; 6 — pronephros kanalėlio anga į celomą; 7 — pronephros glomerulas; 8 — žarna; 9 — aorta



81 pav. Pronephros, mesonephros, metanephros vystymosi schema (M. Korningas)

1 — pronephros kanalėlis; 2 — vienas iš mesonephros glomerulų, apsuptas mesonephros kanalėlio kapsule; 3 — mesonephros kanalėlis; 4 — proinksčių latako kaudalinis galas, einantis į kloaką; 5 — pronephros glomerulas; 6 — aorta; 7 — celomas; 8 — mesonephros kanalėlio kilpa; 9 — celomo sienelės piūvis; 10 — inksto ribos; 11 — a. renalis; 12 — metanephros kanalėlis, dar nesusijungęs su savo išskiriamuoju latakėliu; 13 — metanefrogeninis audinys; 14 — šlapimtakis

proinksčių kanalėlių angų, atsiveriančių į celomą, išsivysto kraujagyslių mazgelis g l o m e r u l a s, kuris, padengtas celomo mezoteliu, iškyla į celomą (81 pav.).

Žmogaus proinksčiai labai silpnai teišsivysto. Kranialiniuose segmentuose proinksčių kanalėliai, tik spėję susidaryti, tuoj nyksta.

Kiek ilgiau lieka kaudaliniai proinksčių kanalėliai, bet ir jie greitai nyksta. 5 mm ilgio žmogaus embriono proinksčiai nyksta: pirmiausia — kanalėliai, vėliau — glomerulai. Proinksčių latakas vėliau būna tarpinių inkstų lataku.

Žmogaus tarpiniai inkstai

Žmogaus embriono tarpiniai inkstai pradeda vystytis tada, kai žmogaus embrionas turi 23 mezodermos segmentus.

Tarpinių inkstų išsivystyme dalyvauja nuo 7 kaklo iki 4 juosmens mezodermos segmentų kojyčių audinys.

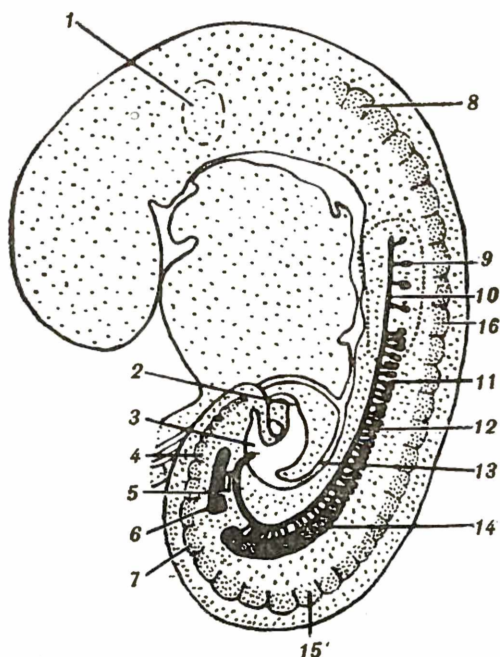
Vystantis proinksčiams, iš kiekvieno šios srities mezodermos segmento kojytės susidaro po vieną proinksčių kanalėlį. Vystantis tarpiniams inkstams, jų srities mezodermos segmentų kojyčių audinys dar prieš tai susijungia į bendrą pailgą, abipus stuburo esančią audinio masę, vadinamą mesonefrogeniniu audiniu (82 pav.). Todėl tarpinių inkstų atsiranda žymiai daugiau kanalėlių, negu yra jų vystymesi dalyvaujančių segmentų kojyčių. Mesonefrogeniniame audinyje skersoje padėtyje susidaro glaudžios ląstelių grupės, kuriose vėliau atsiranda ertmės, tampančios tarpinio inksto kanalėliais. Kanalėliai anksčiausiai pradeda susidaryti (žmogaus pirmojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje) kranialiniame mesonefrogeninio audinio gale, o vėliau — kaudaliai. Kada naujų tarpinio inksto kanalėlių susidarymas pasiekia kaudalinį mesonefrogeninio audinio galą, kranialiniame šio audinio gale tarpinio inksto kanalėliai jau išnykę. Susidarančių pirminio inksto kanalėlių dorsolateraliniai galai atsiveria į proinksčių lataką, kuris dabar, išnykus proinksčiams ir atsiveriant į jį tarpiniams inkstams, lieka tarpiniu inkstu, arba Volfo lataku.

Susijungę su Volfo lataku, tarpinių inkstų kanalėliai ilgėja ir kiekvienas išsivingiuoja S raidės forma. Ventromedialinis aklinas kiekvieno tarpinių inkstų kanalėlio galas išsiplečia kaip pūslelė. Vėliau šios pūslelės viršūnė įdumba į vidų ir taip iš pūslelės susidaro taurės formos kapsulė dvigubomis sienelėmis (83 pav.). Į kiekvieną šių kapsulių įauga aortos šakelės ir kapsulės ertmėje sudaro kapiliarų mazgelius — glomerulus. Kapiliarų glomerulas, apsuptas kapsule, sudaro tarpinio inksto kūnelį.

Tarpiniai inkstai didžiausią savo išsivystymą pasiekia žmogaus pirmojo nėštumo mėnesio pabaigoje. Tada jie sudaro pailgus, iš dorsalinės pusės į pilvo ertmę iškylančius, nuo 7 kaklo iki 4 juosmens segmento einančius kūnus, kurių medialinėse dalyse randama tarpinių inkstų kūnelių, o lateralinėse pusėse eina Volfo latakai. Tarp tarpinių inkstų kūnelių ir minėtųjų latakų eina išsivingiuodami tarpinių inkstų kanalėliai. Iš viso vystosi apie 60 tarpinio inksto kanalėlių, o tuo tarpu paties inksto ilgis maždaug 18 mezodermos segmentų. Kadangi kranialiniai kanalėliai išnyksta anksčiau, negu susidaro kaudaliniai, tai vienu kartu tarpiniame

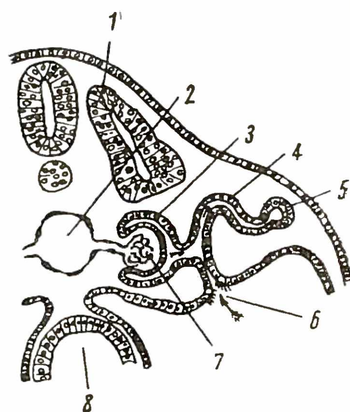
inkste tegalima rasti daugiausia tik iki 35 kanalėlių. Paskutiniai kaudaliniai kanalėliai atsiveria į Volfo lataką jau ne pavieniui, bet susijungę po kelis.

Žmogaus tarpiniai inkstai palyginti gerai išsivysto, bet ar jie embrioniniu periodu funkcionuoja nors trumpą laiką — neišaiškinta.



82 pav. Žmogaus embriono inkstų vystymosi ankstyvųjų stadijų schema (M. Klara)

1 — ausies pūslelė; *2* — alantojis; *3* — kloaka; *4*, *7* — uuoens sriues mezodermos segmentai; *5* — šlapimtakis; *6* — metanefrogeninis audinys; *8* — kaklo srities mezodermos segmentai; *9* — pronephros; *10* — pronephros latakas; *11* — jau susidarę mesonephros kanalėliai; *12* — mesonephros latakas; *13* — žarna; *14* — mesonefrogeninis audinys, kuriame dar kanalėliai nesusidarę; *15* — juosmens srities mezodermos segmentai; *16* — krūtinės srities mezodermos segmentai



83 pav. Mesonephros kanalėlis (B. Petenas)

1 — mezodermos segmentas; *2* — aorta; *3* — kapsulė; *4* — mesonephros kanalėlis; *5* — Volfo latakas; *6* — kanalėlio anga į celomą kuri, vystantis mesonephros kanalėliui, vėliau išnyksta; *7* — glomerulas; *8* — žarna

Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje prasidėjęs iš kranialinio galo žmogaus tarpinių inkstų nykimas greitai slenka kaudaliai. Trečiojo mėnesio pradžioje šių inkstų kranialinės dalys jau būna išnykusios iki pirmojo juosmens segmento. Vėliau, likusių kaudalinių tarpinio inksto kanalėlių kranialinė dalis, vystantis vyriškam organizmui, jungiasi su greta jų besivystančia sėklide ir tampa sėklidės išvedamaisiais latakėliais, o vystantis moteriškam — jie išnyksta. Ši tarpinio inksto kaudalinės pusės kranialinė dalis vadinama e p i g e n i t a l i n e, o kaudaliau nuo lytinių liaukų užuomazgų esanti tos pat pusės kaudalinė dalis — p a r a g e-

nitaline. Abiejų lyčių organizme pastaroji dalis išnyksta. Jos liekanos pas vyrus sudaro paradidymis, o pas moteris — paroophoron.

Iš Volfo latakų kaudalinių galų išauga kaip ataugos nuolatinių inkstų išvedamieji latakai. Patys Volfo latakai vyriškos lyties organizme sudaro ductus epididymidis, ductus deferens, ductus ejaculatorius, o moteriškos lyties — išnyksta.

Žmogaus nuolatiniai inkstai

Žmogaus nuolatiniai inkstai pradeda vystytis 5 mm ilgio embrione antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje. Pradžią jie gauna iš dviejų šaltinių. Inksto surenkamieji kanalėliai, taurės, geldelė, šlapimtakis vystosi iš Volfo latako kaudalinio galo ataugos, visi inksto nefronai — iš vadinamojo metanefrogeninio audinio.

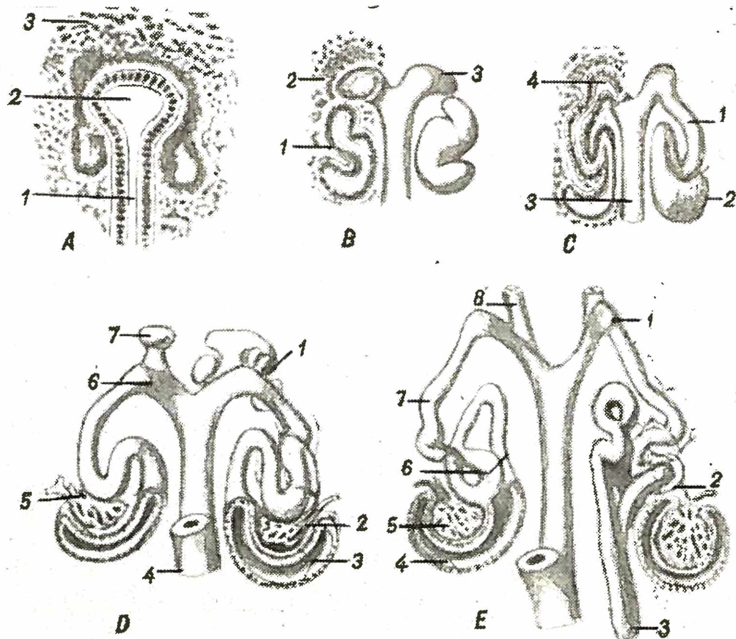
Metanefrogeninis audinys vystosi tuo pat būdu kaip ir mesonefrogeninis — susijungiant į pailgą mezoderminio audinio masę 2—5 sakralinių mezodermos segmentų kojytėms. Vadinasi, metanefrogeninis audinys susidaro iš žymiai kaudaliau esančių mezodermos segmentų kojyčių, negu mesonefrogeninis. Besivystančio inksto žievinę dalį sudarantis metanefrogeninis audinys kyla kranialiai. Vieno mėnesio žmogaus embriono metanefrogeninė inksto užuomazga dar būna dubens srityje. Antrąjį mėnesį ji iškyla jau į juosmens sritį.

Iš Volfo latako kaudalinio galo arti kloakos dorsaline kryptimi išauga kišenės formos išauga, sudaranti inksto išskiriamųjų kanalėlių užuomazgą. Ši užuomazga pasiekia metanefrogeninį audinį ir į jį įsiskverbia. Inksto išskiriamųjų kanalėlių užuomazgos aklinasis galas išsiplečia, iš šonų suplokštėja, pailgėja kraniokaudaline kryptimi ir tuo būdu sudaro pirminę inksto geldelę. Likusi šios inksto išskiriamųjų kanalėlių užuomazgos dalis sudaro šlapimtakį. Iš tokios pirminės inksto geldelės link metanefrogeninio audinio išauga kaip aklinos kišenėlės šeši pirminiai surenkamieji kanalėliai, kurie drauge su ties jais esančiomis metanefrogeninio audinio dalimis sudaro pradžią šešioms inksto skiltims: kranialinei, kaudalinei, dviem ventralinėms ir dviem dorsalinėms. Iš šių pirminių šešių surenkamųjų kanalėlių pumpuravimosi būdu išauga tolesni inksto surenkamieji kanalėliai. Galutinė inksto geldelė ir inksto taurės susidaro išsiplečiant pirminei inksto geldelei. Šio išsiplėtimo metu ir visi šeši pirminiai surenkamieji kanalėliai išsiplečia iki ketvirto jų išsišakojimo, ju sienelė įeina į inksto geldelės ir inksto taurių sienelės sudėtį. Tolesni pirminių surenkamųjų kanalėlių išsišakojimai sudaro galutinius surenkamuosius kanalėlius ir papilinius takus.

Tačiau apie inksto surenkamųjų kanalėlių išsivystymą yra ir kitokia nuomonė. Yra tvirtinančių (M. Klara), kad nuo ketvirtojo išsišakojimo toliau surenkamieji kanalėliai dauginasi ne

pumpuravimosi būdu (iš esamų kanalėlių išaugant naujiems), bet jau esamiems kanalėliams kartotinai išilgai skylant pusiau. Tačiau kol kas ši nuomonė didesnio šalininkų skaičiaus nesusilaukė.

Žmogaus embriono (2 cm ilgio) metanefrogeninis audinys jau būna persiskyręs į du sluoksnius: išorinį ir vidinį. Išorinis turi



84 pav. Inksto (metanephros) kanalėlių vystymasis (B. Petenas)

A, B, C, D, E — viena po kitos einančios vystymosi stadijos: *A* — *1* — surenkamasis kanalėlis; *2* — surenkamojo kanalėlio dar aklinas išplėstas galas; *3* — metanefrogeninis audinys; *B* — *1* — iš metanefrogeninio audinio išsivystęs inksto nefronas, dar nesusijungęs su surenkamuoju kanalėliu; *2* — metanefrogeninis audinys; *3* — surenkamasis kanalėlis; *C* — *1* — inksto kanalėlis; *2* — inksto kūnelis; *3* — surenkamasis kanalėlis; *4* — vieta, kur inksto kanalėlis jau susijungė su surenkamuoju kanalėliu; *D* — *1* — vėliau išsivystantis (antros eilės) inksto surenkamasis kanalėlis; *2* — glomerulas; *3* — Šumlianskio kapsulė; *4, 6* — surenkamasis kanalėlis; *5* — vas afferens; *7* — vėlesnės eilės surenkamojo kanalėlio vystymosi pradžia; *E* — *1* — surenkamasis kanalėlis; *2* — vas efferens; *3* — Šumlianskio kilpa; *4* — Šumlianskio kapsulė; *5* — glomerulas; *6* — pagrindinė inksto kanalėlio dalis; *7* — įterptinė inksto kanalėlio dalis; *8* — vėlesnės eilės besivystantis surenkamasis kanalėlis

mezenchimos ląstelių tinklo struktūrą. Iš jo vėliau vystosi inksto jungiamasis audinys. Vidinis turi glaudesnę struktūrą. Iš jo vėliau vystosi inksto nefronai.

Metanefrogeninis audinys, didėjant surenkamųjų kanalėlių skaičiui, dalijasi į atskiras kompaktiškesnes saleles, ir kiekvieno surenkamojo kanalėlio aklinąją viršūnę apsupa atitinkama metanefrogeninio audinio dalis (84 pav.). Iš šios metanefrogeninio audinio dalies, prisiglaudusios prie surenkamojo kanalėlio viršūnės,

išsivysto inksto žievinės dalies kanalėlis — nefronas. Iš metanefrogeninio audinio, supančio surenkamojo kanalėlio viršūnę, susidaro pradžioje tankesnis ląstelių kamuolėlis, kuriame vėliau atsiranda ertmė; tuo būdu jis tampa pūslele, kuri vėliau vis labiau ilgėja ir, sulinkusi į S raidės formos kilpą, sudaro nefrono pradžią. Vienas šios kilpos galas sueina į kontaktą su surenkamojo kanalėlio viršūne ir vėliau, nykstant juos skiriančioms pertvaroms, į jį ir atsiveria. Kai nefrono kilpa neatsiveria į surenkamąjį kanalėlį, šio nefrono vėliau išskiriamam šlapimui nėra kur nutekėti, šlapimas išplečia nefroną, ir iš jo pasidaro cista. Kai didesnis kiekis nefronų lieka nesusijungę su surenkamaisiais kanalėliais, susidaro įgimtas cistiškas inkstas.

Kitas S raidės formos nefrono kanalėlio galas išsiplečia pradžioje kaip šaukštas, o vėliau sudaro lyg taurę dvigubomis sienelėmis, vadinamąją Šumlianskio kapsulę. Į šią kapsulę įauga inksto arterijos šakelė, suskyla į kapiliarus, kurie kapsulės viduje sudaro kapiliarų mazgelį — glomerulą. Glomerulas, apsuptas Šumlianskio kapsulės, vadinamas inksto kūneliu. Už Šumlianskio kapsulės likusi nefrono dalis greitai ilgėja ir iš jos išsivysto pagrindinė nefrono dalis, Šumlianskio kilpa, įterptinė ir jungiamoji dalis. Tuo pat būdu diferencijuojasi (prisitaiko savo struktūra būsimai funkcijai) ir atskirų nefrono dalių epitelis.

Ne visi nefronai atsiranda vienu laiku. Vystantis vieniems nefronams inksto gilumoje, nuo jų susidarymo likusi metanefrogeninio audinio dalis nustumiama inksto paviršiaus link. Ten ją pasiekia naujai išaugantieji surenkamieji kanalėliai, ir tada iš jos vėl vystosi nauji nefronai su savo inksto kūneliais. Vadinasi, iki inksto vystymosi pabaigos, jo žievinėje dalyje susidaro daug inksto kūnelių eilių. Arčiausiai prie inksto paviršiaus yra vėliausiai išsivystę inksto kūneliai. Nauji inksto kūneliai paviršiniuose inksto sluoksniuose susidaro dar ir pirmąjį mėnesį po gimimo. Naujagimio gilieji inksto kūneliai 1,5 karto didesni negu paviršiniai. Tas dydžių skirtumas pirmaisiais metais po gimimo išsilygina.

Pirmieji besivystą inksto nefronai atsiveria į surenkamųjų kanalėlių penktos eilės išsišakojimus. Susiformavusio inksto nefronai jau atsiveria į surenkamųjų kanalėlių dešimtos eilės išsišakojimus. Tai įvyksta dėl to, kad pradžioje susidariusių nefronų dalis nyksta, o prie inksto paviršiaus vystosi nauji nefronai.

Inksto arterija įauga į inksto užuomazgą, esant žmogaus embrionui 2 cm ilgio.

Inkstų inervacija pastebėta 5 cm ilgio žmogaus embrione. Bemielininės nervinės skaidulos, n. vagus ir n. sympathicus kilmės, pro inksto vartus lydi inksto kraujagysles iki inksto kūnelių.

Embrioninio inksto paviršius pradžioje lygus, bet vėliau, besivystantiems pirmiesiems surenkamiesiems kanalėliams sudarant inksto piramides, inksto paviršius anksti pasidaro padalytas į skiltis. Inksto formavimosi pradžioje susidaro 6 skiltys, bet vėliau jo

ventralinės ir dorsalinės skiltys suskyla į daugiau skilčių. Naujagimio inksto paviršiuje matomos skilčių ribos. Iki penktųjų amžiaus metų skilčių ribos inksto paviršiuje išnyksta.

Embrionui inkstų veikimas nėra būtinas. Inkstų neturintieji embrionai iki gimimo vystosi normaliai, nes inkstų funkciją atlieka placenta. Motinos inkstų nepakankamumo atveju, savo funkciją pradeda vykdyti besivystančio embriono inkstai; atsiranda hidramnionas.

Pirmosiomis dienomis po gimimo inkstų surenkamuosiuose kanalėliuose randama šlapimo rūgšties, kuri per šešias dienas po gimimo pamažu išnyksta. Gimimo metu naujagimio šlapimo pūslė būna pilna ir po gimimo išsituština.

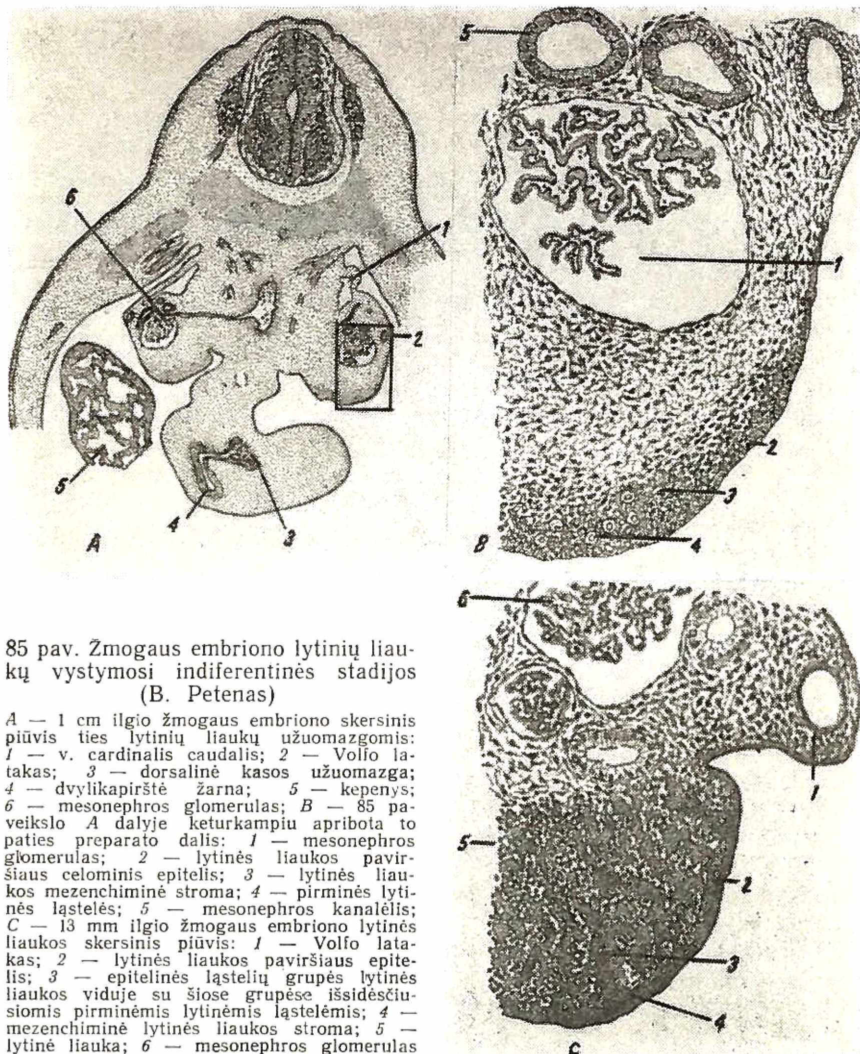
Lytiniai organai

I n d i f e r e n t i n ė l y t i n i ų l i a u k ų v y s t y m o s i s t a d i j a

Penktąją žmogaus embrioninio vystymosi savaitę tarpinių inkstų aukštumoje tarp pastarųjų ir žarnų dorsalinio pasaito, pradeda susidaryti lytinių liaukų užuomazgos (85 pav.). Tada toje vietoje dorsalinės celomo sienelės epitelis pailgu ruožu (stria genitalis) paaukštėja, o dalinai net pasidaro dvisluoksnis. Tos vietos poepitelinės mezenchimos ląstelės pradeda greičiau daugintis ir tuo būdu susidaro mezenchiminė lytinės liaukos užuomazga, kaip mazgelis iškylanti į celomą ir padengta toje vietoje aukštesniu celomo epiteliu. Ir lytinės liaukos užuomazgos paviršiaus celominiame epitelyje, ir tos vietos poepitelinėje mezenchimoje tada matomos p i r m i n ė s l y t i n ė s l ą s t e l ė s.

Vėliau mezenchiminėje lytinių liaukų užuomazgoje pradeda susidaryti daugiakampiškų, į epitelines panašių ląstelių pailgos grupės. Šiose grupėse lieka apsuptos mezenchiminėje lytinės liaukos užuomazgoje esančios pirminės lytinės ląstelės. Šios ląstelių grupės vadinamos l y t i n ė s l i a u k o s p i r m i n ė m i s e p i t e l i n ė m i s g r u p ė m i s.

Kiek vėliau lytinėse liaukose susidaro dar ir a n t r i n ė s e p i t e l i n ė s g r u p ė s, besivystančios iš lytinės liaukos užuomazgos paviršių dengiančio celomo epitelio—mezotelio, kuriame tuo metu taip pat būna pirminių lytinių ląstelių. Lytinės liaukos paviršiaus celominis epitelis drauge su jame esančiomis pirminėmis lytinėmis ląstelėmis kilpų formos iškyšuliais pradeda įaugti į poepitelinę mezenchimą. Vėliau šios kilpų formos epitelinių ląstelių grupės atsiskiria nuo lytinės liaukos paviršiaus epitelio ir lieka poepitelinėje mezenchimoje kaip antrinės epitelinės grupės. Po to lytinės liaukos paviršiaus epitelyje pirminių lytinių ląstelių nelieka, o poepitelinėje lytinės liaukos mezenchimoje lieka pirminės ir antrinės epitelinių ląstelių grupės, kuriose glūdi pirminės lytinės ląstelės, apsuptos epitelinių ląstelių. Tarp pirminių ir antrinių epitelinių



85 pav. Žmogaus embriono lytinių liaukų vystymosi indiferentinės stadijos (B. Petenas)

A — 1 cm ilgio žmogaus embriono skersinis piūvis ties lytinių liaukų užuomazgomis: *1* — v. cardinalis caudalis; *2* — Volfo latakas; *3* — dorsalinė kasos užuomazga; *4* — dvylikapirštė žarna; *5* — kepenys; *6* — mesonephros glomerulas; *B* — 85 paveikslo *A* dalyje keturkampiu apribota to paties preparato dalis: *1* — mesonephros glomerulas; *2* — lytinės liaukos paviršiaus celominis epitelis; *3* — lytinės liaukos mezenchiminė stroma; *4* — pirminės lytinės ląstelės; *5* — mesonephros kanalėlis; *C* — 13 mm ilgio žmogaus embriono lytinės liaukos skersinis piūvis: *1* — Volfo latakas; *2* — lytinės liaukos paviršiaus epitelis; *3* — epitelinės ląstelių grupės lytinės liaukos viduje su šiose grupėse išsidėsčiusiomis pirminėmis lytinėmis ląstelėmis; *4* — mezenchiminė lytinės liaukos stroma; *5* — lytinė liauka; *6* — mesonephros glomerulas

ląstelių grupių esminio skirtumo nėra, nes ir pirmines epitelinių ląstelių grupes sudaranti lytinės liaukos mezenchima ir antrines — lytinės liaukos paviršiaus epitelis vystosi iš mezodermos.

Tarp šeštosios ir septintosios žmogaus embrioninio vystymosi savaitės, susidarius lytinės liaukos užuomazgoje antrinėms epitelinių ląstelių grupėms, užsibaigia vadinamoji indiferentinė lytinių liaukų vystymosi stadija. Ši stadija vadinama indiferentine dėl to, kad jos metu ir lytinių liaukų užuomazgos, ir jose esančios pirminės lytinės ląstelės yra vienodos (indiferentinės), negalima atskirti, kur vėliau bus vyriškas, o kur moteriškas organizmas. Tik

baigantis šiai indiferentinei stadijai, nuo septintosios embrioninio vystymosi savaitės, vyriškosios ir moteriškosios lytinės liaukos jau pradeda vystytis skirtingai.

Vyriškoji lytinė liauka — sėklidė

Vyriškosios lyties žmogaus embriono antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje lytinės liaukos poepitelinis mezenchimos sluoksnelis tampa puresnis ir sudaro sėklidės tunica albuginea pradžią. Pirminės ir antrinės epitelinių ląstelių grupės ilgėja, išsidėsto radialiai, statmenai liaukos paviršiui ir duoda pradžią sėklidės sėkliniams kanalėliams (tubuli seminiferi). Vėliau šios sėklinių kanalėlių užuomazgos dar skyla pusiau ir tuo būdu kanalėlių skaičius didėja. Sėklidės gilumoje tarpinio inksto link nukreiptos jos pusės mezenchimoje susidaro pailgos sėklidės vartų ląstelių grupės, panašios į pirmines ir antrines epitelinių ląstelių grupes, tik be pirminių lytinių ląstelių. Iš šių sėklidės vartų ląstelių grupių išsivysto rete testis kanalėliai, kurie vienais savo galais susijungia su sėkliniais kanalėliais, o kitais — su ductuli efferentes.

Ketvirtąjį nėštumo mėnesį išoriniuose sėklinių kanalėlių galuose pradeda atsirasti spindis. Tačiau toliau šis spindžio atsiradimas labai sulėtėja. Naujagimio sėklinių kanalėlių dauguma dar visai neturi spindžio (J. Lašienė). Vystantis iš pirminių ir antrinių epitelinių ląstelių grupių sėkliniams kanalėliams, pirminės lytinės ląstelės vystosi į spermiogonijas, o jas supančios epitelinės ląstelės sudaro Sertolio ląstelių sincicijumą. Tolesnis spermiogonijų vystymasis prasideda artėjant lytiniam brendimui.

Trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pradžioje tarp sėklinių kanalėlių iš mezenchiminių ląstelių pradeda vystytis intersticinės Leidigo ląstelės. Iki embrioninio vystymosi vidurio žmogaus sėklidėje išsivysto tiek daug intersticinių ląstelių, kad jos sudaro žymią sėklidės dalį.

Ketvirtąjį mėnesį rete testis kanaliukai susijungia su lateraliai nuo jų esančiais tarpinio inksto, mesonephros, kanaliukais. Šie tarpinio inksto kanaliukai toliau lieka kaip ductuli efferentes ir visi drauge sudaro caput epididymidis, o Volfo latakas, į kurį šie kanaliukai atsiveria, sudaro ductus epididymidis, ductus deferens ir ductus ejaculatorius.

Moteriškoji lytinė liauka — kiaušidė

Moteriškoji lytinė liauka iš indiferentinės stadijos į moteriškosios lytinės liaukos formą pradeda pereiti, esant žmogaus embrionui 18—20 mm ilgio, taigi vėliau negu vyriškoji. Lytinės liaukos pirminės ir antrinės epitelinių ląstelių grupės suskyla į apskritas saleles, kurių kiekvienos viduryje lieka viena ar kelios pirminės lytinės ląstelės, dabar jau vadinamos ovogonijomis. Tokios ląste-

lių salelės su ovogonijomis centre vėliau formuojasi į pirminius folikulus. Pirminių folikulų formavimasis prasideda kiaušidės gilumoje ir eina link jos paviršiaus. Pirminių folikulų formavimasis tęsiasi iki trečiųjų metų po gimimo. Dalis pirminių folikulų jau nuo ketvirtojo—penktojo embrioninio vystymosi mėnesio pradeda didėti ir, pasiekę įvairų augimo laipsnį, išnyksta. Tuo būdu greta naujų folikulų vystymosi jau ankstyvu embrioniniu periodu prasideda jų nykimas.

Kiaušidės gilumoje, prie jos vartų, iš mezenchiminių ląstelių susidaro pailgos kiaušidės šerdinės dalies ląstelių grupės. Vėliau dalis šių ląstelių grupių išnyksta, o dalis — pasilieka.

Po kurio laiko pirminiai folikulai lieka tik liaukos paviršiniame sluoksnyje, kuris sudaro žievinę kiaušidės dalį, o liaukos centre — nyksta ir ten likęs jungiamasis audinys sudaro šerdinę kiaušidės dalį.

Lytinių liaukų ištekamieji latakai

Lytinių liaukų ištekamieji latakai vystosi iš Volfo ir Miulerio latakų. Volfo latakas susidaro iš mezodermos segmentų kojyčių, besivystant proinksčiams ir tarpiniams inkstams.

Miulerio latakai (šaliniai tarpinio inksto latakai) pradeda vystytis žmogaus abiejų lyčių embrione antrojo nėštumo mėnesio pradžioje. Tada abiejose celomo pusėse žemiau besivystančių dangų trečiojo krūtinės segmento aukštumoje lateraliai nuo Volfo latako susidaro celomo sienelės epitelio sustorėjęs laukelis. Šis laukelis tuoj įlinksta kaip piltuvas į poepitelinę mezenchimą. Vėliau šis epitelinis piltuvas plačiuoju savo galu lieka atdaras į celomą, o siauruoju — užlinksta kaudaliai ir greta Volfo latako, lateraliai nuo jo, auga kaudaliai, sudarydamas Miulerio lataką. Miulerio latakai savo kranialiniais galais eina lateraliai nuo Volfo latakų, greta jų. Toliau kaudaliai, ties mesonephros kaudaliniu galu, Miulerio latakai pro ventralinę Volfo latakų pusę pereina į medialinę šių latakų pusę (86 pav.). Paskui Miulerio latakai, eidami tarp Volfo latakų kaudaliai, prisiglaudžia vienas prie kito taip, kad jų medialinės sienelės susiliečia ir susijungia, sudarydamos vieną pertvarą. Vėliau, šiai pertvarai išnykus, atsiranda vienas bendras kaudalinis abiejų Miulerio latakų galas.

Kaudalinis Miulerio latakų galas atsiveria tarp abiejų Volfo latakų kaudalinių galų angų į sinus urogenitalis, kuris vystosi iš ventralinės kloakos dalies.

Tarpiniai inkstai nykdami pasidalija į kranialinę, epigenitalinę, dalį ir kaudalinę, paragenitalinę, dalį. Epigenitalinėje dalyje tarpinio inksto kūneliai su prie jų esančiais tarpinio inksto kanalėlių galais, vadinamais sekreciniais, išnyksta. Likę į Volfo lataką atsiveriantieji tarpinio inksto kanalėlių galai vyriškosios lyties embrione sudaro sėklidės ductuli efferentes ir appendix epididymidis (87 pav.). Moteriškosios lyties embrione tarpinio inksto epigenitalinės dalies į Volfo lataką atsiveriančių kanalėlių galų liekanos

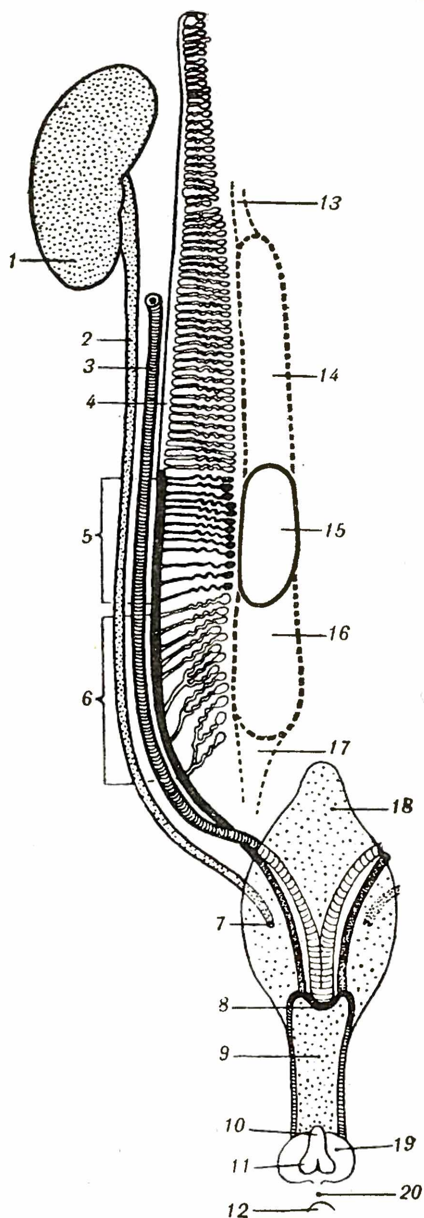
sudaro epoophoron skersinius kanalėlius kiaušidės pasaituose (mesovarium) ir appendix epoophori.

Iš tarpinių inkstų paragenitalinės dalies kanalėlių išsivysto vyriškosios lyties embrione paradidymis ir ductuli aberrantes. Paradidymis sudaro keletas rangytų kanalėlių jungiamajame audinyje tarp caput epididymidis ir ductus deferens. Ductuli aberrantes — tai nuo ductus deferens pradžios atsišakojantieji aklini kanalėliai. Moteriškosios lyties embrione iš tarpinių inkstų paragenitalinės dalies kanalėlių išsivysto paroophoron. Paroophoron — tai kanalėlių liekanos ligamenta lata audinyje tarp a. ovarica šakų, po penktų amžiaus metų randamos tik išimtiniais atvejais.

Iš Volfo latako vyriškosios lyties embrione išsivysto ductus epididymidis, ductus deferens, ampulla ductus deferentis, vesicula seminalis, ductus ejaculatorius.

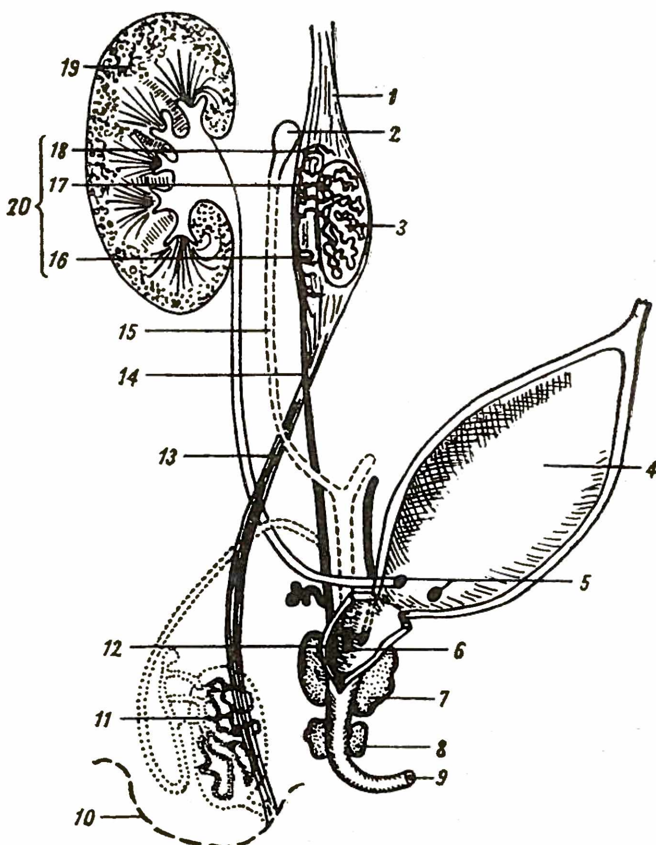
Moteriškosios lyties embrione po trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio Volfo latakai nyksta. Jų kranialinio galo liekanos sudaro epoophoron išilginį latakėlį. Apie 25% suaugusių moterų gimdos ir makšties šonuose turi Volfo latako liekanas kaip siaurus storasienius kanalėlius. Šios Volfo latako liekanos vadinamos Gartnerio latakais.

Miulerio latakai vyriškosios lyties embrionuose tik susidarę tuoj



86 pav. Žmogaus embriono inkstų, lytinių liaukų, Miulerio ir Volfo latakų ankstyvosios vystymosi stadijos schema indiferentinėje lytinių liaukų vystymosi stadijoje (M. Klara)

1 — inkstas; *2* — šlapimtakis; *3* — Miulerio latakas; *4* — Volfo latakas; *5* — epigenitalinė mesonephros dalis; *6* — paragenitalinė mesonephros dalis; *7* — šlapimtakio anga; *8* — Miulerio latakų anga; *9* — sinus urogenitalis; *10* — genitalinis gumburėlis; *11* — genitalinės raukšlės; *12* — uodegėlės smaigalys; *13* — viršutinis lytinės liaukos raištis; *14* — viršutinis lytinės liaukos galas, kuris vėliau lieka raiščiu; *15* — lytinė liauka; *16* — apatinis lytinės liaukos galas, kuris vėliau lieka raiščiu; *17* — apatinis lytinės liaukos raištis; *18* — šlapimo pūslė; *19* — genitaliniai kranteliai; *20* — anus



87 pav. Vyriškųjų lytinių organų vystymosi schema prieš lytinės liaukos nuslinkimą ir po nuslinkimo (B. Petenas)

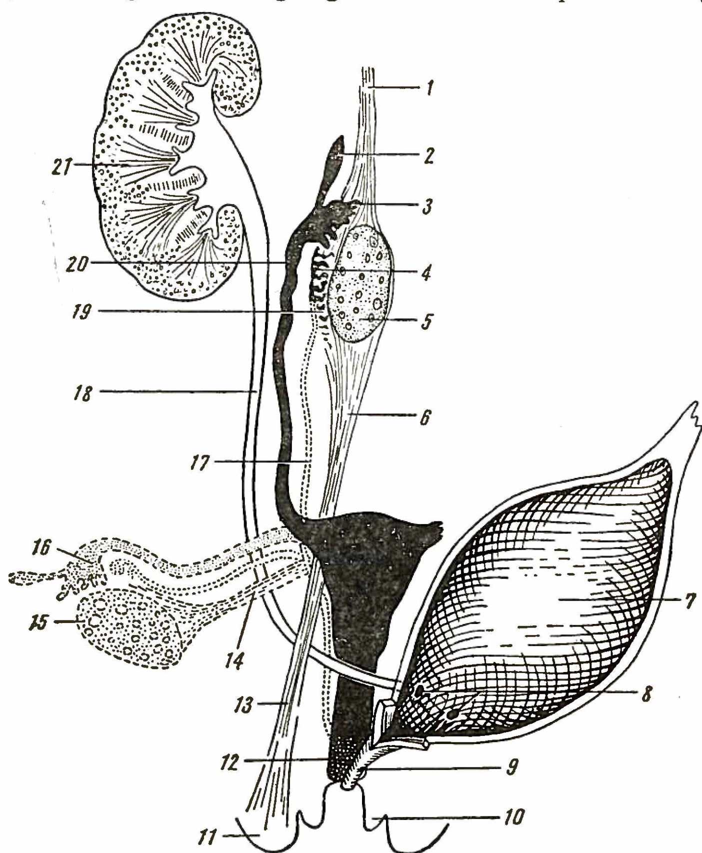
1 — viršutinis lytinės liaukos raištis; *2* — Miulerio latako viršutinio galo liekana, sudaranti appendix testis; *3* — sėklidė prieš nusileisdama; *4* — šlapimo pūslė; *5* — šlapimtakio anga į šlapimo pūslę; *6* — apatinio Miulerio latakų galo liekana, sudaranti utriculus prostaticus; *7* — prostata; *8* — gl. bulbourethralis; *9* — urethra; *10* — mašnelė; *11* — sėklidė po nusileidimo į mašnelę; *12* — ductus ejaculatorius anga į šlapimkanalį; *13* — gubernaculum testis; *14* — iš Volfo latako išsivysčiantis ductus deferens; *15* — nykstantis Miulerio latakas; *16* — paradidymis; *17* — epididymis; *18* — appendix epididymidis; *19* — inkstas; *20* — mesonephros kanalėliai

pradeda nuo vidurio nykti. Lieka tik kranialiniai ir kaudaliniai jų galai. Kranialiniai galai vyriškosios lyties embrione sudaro appendices testis, o kaudaliniai — utriculus prostaticus.

Moteriškosios lyties embrione iš kranialinių Miulerio latakų galų vystosi kiaušintakiai (tubae uterinae) (88 pav.), iš kaudalinių draugėn susijungusių galų — gimda ir makštis.

Nuo trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio iš poepitelinės Miulerio latakų mezenchimos pradeda vystytis gimdos ir makšties poepitelinis jungiamojo audinio ir lygiųjų raumenų sluoksniai.

Embrioninio periodo paskutiniais mėnesiais gimda didėja daugiausia gimdos kaklelio sąskaita taip, kad naujagimio gimdos kaklelis būna ilgesnis už gimdos kūną. Tik lytinio brendimo metu pradeda greičiau augti gimdos kūnas ir pasidaro ilgesnis



88 pav. Moteriškųjų lytinių organų vystymosi schema prieš lytinės liaukos nuslinkimą ir po nuslinkimo (B. Petenas)

1 — viršutinis lytinės liaukos raištis; *2* — Miulerio latako sienelės iškyšulys (appendix vesiculosa); *3* — iš Miulerio latako išsivystančio kiaušintakio anga į pilvo ertmę; *4* — epoophoron; *5* — kiaušidė prieš nuslinkimą; *6* — apatinis lytinės liaukos raištis; *7* — šlapimo pūslė; *8* — šlapimtakių angos; *9* — urethra; *10* — labium pudendi minus; *11* — labium pudendi majus; *12* — makštis; *13* — ligamentum teres uteri; *14* — ligamentum ovarii proprium; *15* — kiaušidė po nuslinkimo; *16* — kiaušintakis po nuslinkimo; *17* — nykstantis Volfo latakas; *18* — šlapimtakis; *19* — paroophoron; *20* — kiaušintakis prieš nuslinkimą; *21* — inkstas

už gimdos kaklelį. Gimdos liaukos pradeda vystytis labai nevienodu laiku: nuo šeštojo embrioninio vystymosi mėnesio iki 10—12 metų.

Gimdos vystymosi pradžioje jos dugnas būna įdubęs ir daugiau ar mažiau dvišakas, nes į gimdos sudėtį įjungiami ir Miule-

rio latakų nesusijungusių dalių, iš kurių vystosi kiaušintakiai, kaudaliniai galai. Vėliau gimdos dugnas įgauna galutinę formą.

Būsimosios gimdos srityje Miulerio latakams ne visai susijungiant, išsivysto daugiau ar mažiau dvišaka gimda. Jei tai atsitinka makšties srityje — lieka makštis su pertvara (septum vaginae).

Makštis pradžioje neturi spindžio. Jis pradeda atsirasti tik nuo embrioninio vystymosi vidurio. Tačiau kartais naujagimio makšties spindis dar nėra visai atdaras. Kartais ir pirmaisiais amžiaus metais makštis dar vietomis būna uždaryta epitelio ląstelių susibūrimų.

Po šeštojo embrioninio vystymosi mėnesio prizminis gimdos kaklelio epitelis dažnai išeina ruoželiais į vaginalinį gimdos paviršių aplink išorinę gimdos angą. Pirmaisiais metais po gimimo ir šių ruoželių srityje prizminį epitelį pakeičia daugiasluoksnis plokščias makšties epitelis. Tačiau kartais ir vėliau minėtose vietose pasilieka prizminio epitelio salelės. Šiose salelėse pro prizminį epitelį matomos giliau po epiteliu esančios kraujagyslės. Todėl šios salelės raudonos, o aplink jas esąs daugiasluoksnis plokščias epitelis — baltas.

Lytinių liaukų raiščiai

Pilvo ertmės sienelė ties besivystančia šioje sienelėje lytine liauka vis labiau (kartu su lytine liauka) išsikiša į pilvo ertmę kaip raukšlė (plica genitalis). Ši raukšlė vėliau sudaro moteriškosios lyties individo mesovarium ir mesosalpinx, o vyriškosios lyties individe ji sunykusi lieka kaip mesorchium. Minėtoji raukšlė kranialiai ir kaudaliai eina toliau už lytinės liaukos ribų ir sudaro kranialinį bei kaudalinį lytinės liaukos raiščius. Kranialinis raištis slenka kaudaliai, link dubens, nusileidžiant ten lytinei liaukai. Moteriškosios lyties individų šitas raištis lieka kaip ligamentum suspensorium ovarii, o vyriškosios — visiškai išnyksta. Kaudalinis lytinės liaukos raištis eina iki tos vietos, kur vėliau bus fovea inguinalis lateralis. Šiame raištyje susidaro jungiamojo audinio ruožas — chorda genitoinguinalis, kurio tęsiniu kaudaliai vėliau pro kirkšnio kanalą eina vyriškosios lyties individų chorda scrotalis, o moteriškosios — chorda labialis.

Lytinių liaukų slinkimas žemyn

Embrioninio vystymosi metu lytinės liaukos nuslenka kaudaliai į dubenį. Tačiau tas slinkimas vyksta ne slenkant lytinėms liaukoms kaudaliai, bet ilgėjant dorsalinei embriono kūno sienelei kranialiai ir tuo būdu paliekant lytines liaukas vis labiau kaudaliai. Tik vyriškosios lytinės liaukos išėjimas iš dubens į mašnelę yra jau tikrai pačios lytinės liaukos nuslinkimas kaudaliai.

Trečiąjį embrioninio vystymosi mėnesį vyriškoji lytinė liauka nuslenka iki kirkšninio kanalo (canalis inguinalis) vidinės angos ir ten pasilieka iki septintojo mėnesio.

Jau trečiąjį embrioninio vystymosi mėnesį pilvaplėvės parietalinis lapelis ties būsimojo kirkšninio kanalo vidine anga pradeda sudaryti įlanką. Vyriškosios lyties embrionų ši pilvaplėvės įlanka greitai gilėja ir kaip pailga, išoriniame gale aklina kišenė auga gilyn į kirkšninį kanalą, sudarydama processus vaginalis peritonaei. Trečiojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje processus vaginalis peritonaei beveik pasiekia apvalainą angą — išorinį kirkšninio kanalo žiedą (annulus inguinalis subcutaneus). Septintąjį mėnesį processus vaginalis peritonaei pradeda išeiti iš kirkšninio kanalo į genitalinius krantelius (tori genitales), iš kurių vystosi mašnelė.

Kartu su processus vaginalis peritonaei (už jos sienelės, prie jos prisiglaudusi) dar prieš gimimą nuslenka į mašnelę ir vyriškoji lytinė liauka — sėklidė. Todėl į mašnelę nusileidusios sėklidės yra ženklas, kad naujagimis gimė visiškai baigęs embrioninį vystymąsi, išnešiotas.

Kartais sėklidės lieka pilvo ertmėje, tai tikrasis kriptorchizmas. Kai kada sėklidės pasilieka kirkšniniame kanale, tai — pseudokriptorchizmas. Tikrasis kriptorchizmas yra požymis, kad toks vyriškasis individas daugiau ar mažiau linkęs vystytis ir moteriškosios lyties kryptimi. Tikrasis kriptorchizmas hormonais nepagydomas. Tuo tarpu pseudokriptorchizmo atvejais vyriškaisiais lytiniais hormonais ir hipofizio priekinės dalies gonadotropiniais hormonais pavyksta daugiau ar mažiau paskatinti sėklidžių nusileidimą į mašnelę.

Nuslinkusią į mašnelę sėklidę kaip taurė apgaubia processus vaginalis peritonaei viršūnė.

Kirkšniniame kanale esanti processus vaginalis peritonaei dalis dar prieš gimimą aklinai užsidaro ir nyksta. Po to pilvo ertmės sienelės pilvaplėvė netenka ryšio su processus vaginalis peritonaei dalimi, likusia mašnelėje ir supančia sėklidę. Kartais kirkšniniame kanale esanti processus vaginalis peritonaei dalis neužsidaro. Tada pro šį kanalą iš pilvo ertmės į mašnelės ertmę gali patekti žarnų kilpos, kas jau sudaro įgimtą kirkšnies išvaržą (hernia inguinalis congenita).

Moteriškosios lytinės liaukos lieka pilvo ertmėje, dubenyje. Tačiau kiaušidė kartu su greta jos esančiais Miulerio ir Volfo — latakais pasisuka į lateralinę pusę 90° kampu aplink savo kaudalinį galą. Dėl to kiaušidės iš vertikalinės padėties pereina į horizontalinę. Po gimimo kiaušidės, kiaušintakiai ir gimda nuslenka dar kaudaliau į mažąjį dubenį, į galutinę savo vietą.

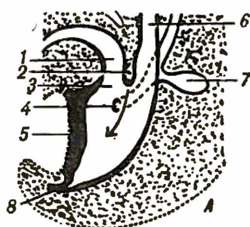
Ir moteriškosios lyties individų iš pilvaplėvės parietalinio lapelio ties kirkšninio kanalo vidine anga susidaro įlanka — processus vaginalis peritonaei. Tačiau šiuo atveju processus vaginalis peritonaei toliau nesivysto. Jos užuomazgos liekana kaip maža duobelė ties kirkšninio kanalo vidine anga vadinama diverticulum Nucki. Išimtinai retais atvejais ir moters kiaušidė kirkšniniu kanalu gali nuslinkti į didžiąsias lūpas. Jei tokiais atvejais dar ir moters iš-

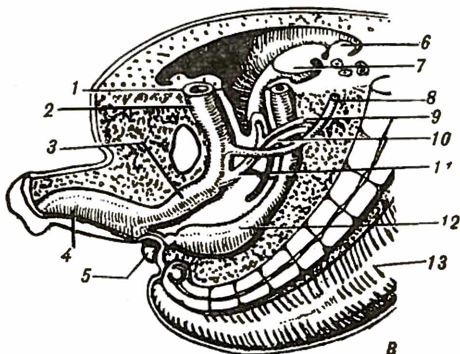
oriniai lytiniai organai pasidaro daugiau ar mažiau panašūs į vyriškuosius, kalbama apie netikrąjį išorinį moteriškąjį hermafroditizmą (hermaphroditismus externus spurius femininus).

Šlapimo pūslė ir šlapimkanalis

Šlapimo pūslės (vesica urinaria) ir šlapimkanalio (urethra) vystymesi dalyvauja ventralinė kloakos dalis, į kurią atsiveria Volfo ir Miulerio latakai. Kloaką sudaro aklinas kaudalinis pirminio virškinamojo trakto galas, į kurį iš kranialinės pusės dorsaliai įeina žarna, o ventraliai — alantojis (89 pav.). Ventralinėje kloakos sienelėje yra kloakos membrana, kurioje entoderma susisiekia su ektoderma. Ties minėtąja membrana iš išorės susidaro dauba, o aplink šią daubą — krantelis. Kranialinio kloakos galo sienelės raukšlė (septum urogenintale) skiria alantojo į kloaką atsiveriančią angą nuo virškinamojo trakto į kloaką atsiveriančios angos. Ši raukšlė vėliau auga gilyn ventrokaudaliai į kloakos ertmę, kol pasiekia kloakos membraną. Kloaka lieka perskirta į dorsalinę ir ventralinę puses. Dorsalinė pusė tada sudaro tiesiąją žarną (rectum), o ventralinė — į ją įeinančių Volfo ir Miulerio latakų angų skiriama į kranialinę ir kaudalinę dalis. Kranialinė dalis sudaro pirminę šlapimo pūslę ir pirminį šlapimkanalį, o kaudalinė — urogenitalinį antį.

Kloakos sienelės raukšlės, perskyrusios kloaką į dorsalinę ir ventralinę dalis, laisvasis kraštas, pasiekęs kloakos membraną, sudaro tarpvietės (perineum) pradžią. Antrojo embrioninio vystymosi mėnesio pabaigoje kloakos membrana suyra. Tuomet jos vietoje lieka dvi angos: dorsalinė — tiesiosios žarnos angą į išorę (anus) ir ventralinė— urogenitalinė anga į išorę.



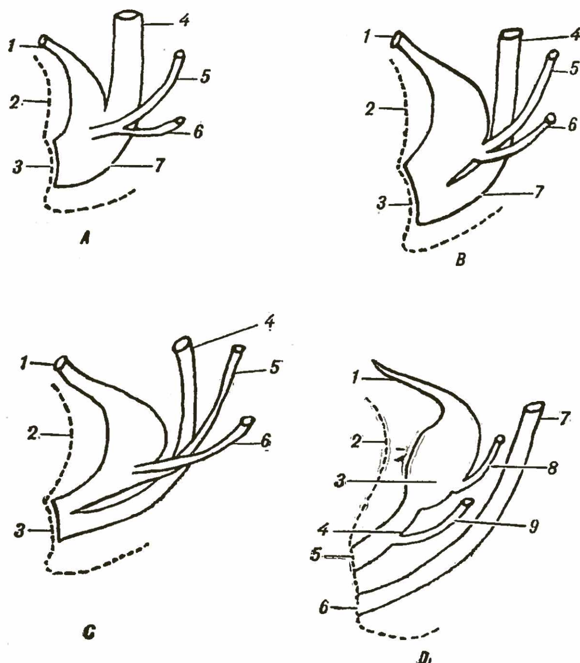


89 pav. Žmogaus embriono kloakos vystymosi schema (M. Klara)

A — kloakos persiskyrimo į tiesiąją žarną ir urogenitalinį antį pradžia: *1* — alantojis; *2* — septum urogenitale; *3* — urogenitalinis antis; *4* — Volfo latako anga; *5* — kloakos membrana; *6* — žarna; *7* — šlapimtakio užuomazga; *8* — uodeginis kloakos galas; *B* — 25 mm ilgio žmogaus embriono jau užsibaigęs kloakos persiskyrimas: *1* — šlapimo pūslės užuomazgos sienelė; *2* — šlapimo pūslės užuomazga; *3, 4* — urogenitalinis antis; *5* — tiesiosios žarnos anga (anus); *6* — mesonephros; *7* — lytinė liauka; 8 — šlapimtakis; *9* — Miulerio latakas; *10* — Volfo latakas; *11* — kaudalinis Miulerio latakų galas; *12* — tiesioji žarna; *13* — nugaros smegenys

Pirminės šlapimo pūslės kranialinė, smailėjančiai į alantojį pereinanti dalis vadinama urachus. Nuo antrojo embrioninio vystymosi mėnesio alantojis ir urachus pradeda nykti. Vietoj išnykusio urachus lieka raištis — ligamentum umbilicale medium seu chorda urachi.

Iš Volfo latakų kaudalinių galų, prie pat ventralinės kloakos dalies dorsalinės sienelės, į kurią atsiveria Volfo latakai, atsiranda



90 pav. Šlapimo pūslės vystymosi schema

A, B, C — *1* — alantojis; *2* — kūno paviršiaus ektoderma; *3* — kloakos membrana; *4* — tiesioji žarna; *5* — Volfo latakas; *6* — šlapimtakis; *7* — kloaka; *D* — *1* — urachus; *2* — kūno paviršiaus ektoderma; *3* — šlapimo pūslė; *4* — urogenitalinis antis; *5* — urogenitalinė anga; *6* — anus; *7* — tiesioji žarna; *8* — šlapimtakis; *9* — Volfo latakas

šlapimtakių (uretheri) užuomazgos. Tarp Volfo latako ir šlapimtakio įsiterpianti vagelė auga gilyn į ventralinės kloakos dalies dorsalinę sienelę; tuo būdu atskiriama šioje sienelėje Volfo latako anga nuo šlapimtakio angos (90 pav.). Nuo tada Volfo latakai ir šlapimtakiai atskirai atsiveria į ventralinę kloakos dalį. Vėliau minėtosios kloakos dalies dorsalinės sienelės ruožas, kilęs iš Volfo latakų ir esantis tarp Volfo latakų angų bei šlapimtakių angų, greit plečiasi. Todėl šlapimtakių angos nutolsta kranialiai ir lateraliai nuo Volfo latakų angų. Tada šlapimtakiai atsiveria į kranialinį išsiplėtusį ventralinės kloakos dalies galą, dabar sudarantį pirminę

šlapimo pūslę. Nuo šlapimtakių angų link Volfo latakų angų tada jau eina trikampė šlapimo pūslės dugno dalis (trigonum vesicae urinariae), išsivysčiusi iš Volfo latakų, vadinasi, iš mezodermos. Visos likusios šlapimo pūslės sienelės epitelis vystosi iš ventralinės kloakos dalies, taigi iš entodermos. Tačiau vėliau ir mezoderminis trigonum vesicae urinariae ir entoderminis likusios šlapimo pūslės epitelis įgauna vienodą daugiasluoksnio pereinamojo epitelio struktūrą.

Tarp šlapimo pūslės ir Volfo latakų angų esanti susiaurėjusi ventralinės kloakos dalies sritis vadinama pirminiu šlapimkanaliu, iš kurio vėliau išsivysto moteriškų individų visas šlapimkanalis (urethra), o vyriškų — pars prostatica urethrae iki ductus ejaculatorii angų.

Ventralinės kloakos dalies kaudalinis galas, esantis tarp Volfo latakų angų ir išorinės urogenitalinės angos, vadinamas sinus urogenitalis. Iš sinus urogenitalis vėliau vystosi moterų vestibulum vaginae, o vyrų — pars prostatica urethrae, žemiau ductus ejaculatorii angų, ir pars membranacea urethrae. Iš sinus urogenitalis entoderminio epitelio išsivysto taip pat vyrų prostata, o moterų — parauretralinės liaukos, kurios lieka ties šlapimkanalio išėjimu į vestibulum vaginae. Prostatos liaukinė dalis galutinai išsivysto tik lytinio brendimo metu.

Vyrų glandulae bulbourethrales ir moterų glandulae vestibulares vystosi iš sinus urogenitalis dorsalinės sienelės tos vietos, kur sinus urogenitalis pereina į pirminį šlapimkanalį. Moters šios liaukos pradeda vystytis anksčiau negu vyro.

Išoriniai lytiniai organai

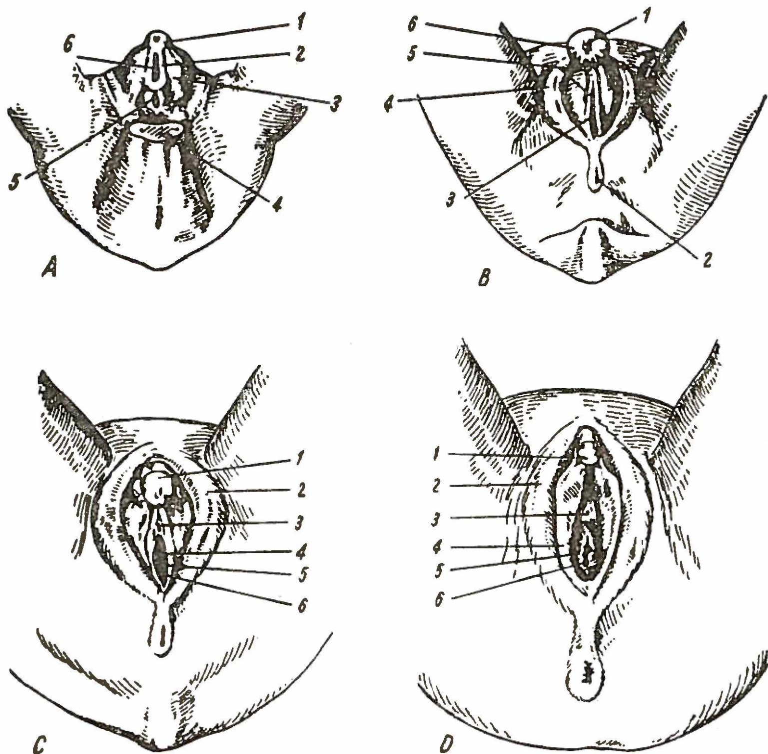
Žmogaus embriono pirmojo vystymosi mėnesio antrojoje pusėje aplink besivystančios kloakos kaudalinį galą embriono išorėje susidaro kloakos krantelis. Persiskyrus vėliau kloakai į tiesiąją žarną ir urogenitalinį antį, minėtasis krantelis apsupa urogenitalinio ančio išorinę angą, kurios dugne yra tada urogenitalinė membrana, iš išorės uždaranti urogenitalinį antį. Tuo metu išorėje ties urogenitaline membrana lieka urogenitalinė vaga (sulcus urogenitalis), apsupta kloakos krantelio.

Urogenitalinės vagos kranialiniame gale, kloakos krantelio viršūnėje, išauga bukas iškyšulys — genitalinis gumburėlis (*tuberculum genitale, Phallus*). Pasilikęs žemesnis kloakos krantelis apsupa genitalinį gumburėlį iš kranialinės pusės ir iš šonų pusmėnulio formos kranteliu, iš kurio vėliau vystosi genitaliniai kranteliai.

Genitalinis gumburėlis greitai ilgėja. Tada šio gumburėlio kaudaline puse eina sinus urogenitalis kaudalinis galas ir jo tęsinį sudaranti urogenitalinė vaga. Genitalinio gumburėlio kaudalinėje pusėje urogenitalinės vagos šonuose susidaro genitalinės raukšlės *(plicae genitales)*. Urogenitalinės vagos dugną

sudaro urogenitalinė membrana, po kuria yra į genitalinį gumburėlį perėjęs kaudalinis sinus urogenitalis galas. Urogenitalinei membranai storėjant, sinus urogenitalis kaudalinio galo, esančio genitaliniame gumburėlyje, spindis beveik nyksta. Bet greit po to urogenitalinė membrana suyra. Tada genitalinio gumburėlio apatiniame paviršiuje susidaro urogenitalinis plyšys (*fissura urogenitalis*), pro kurį urogenitalinis antis lieka atviras išorėn.

Dviejų centimetrų ilgio žmogaus embriono distalinis genitalinio gumburėlio galas sustorėjęs sudaro glans ir nuo likusio genitalinio gumburėlio atsiriboja cirkuliarine vaga — sulcus coronarius glandis.



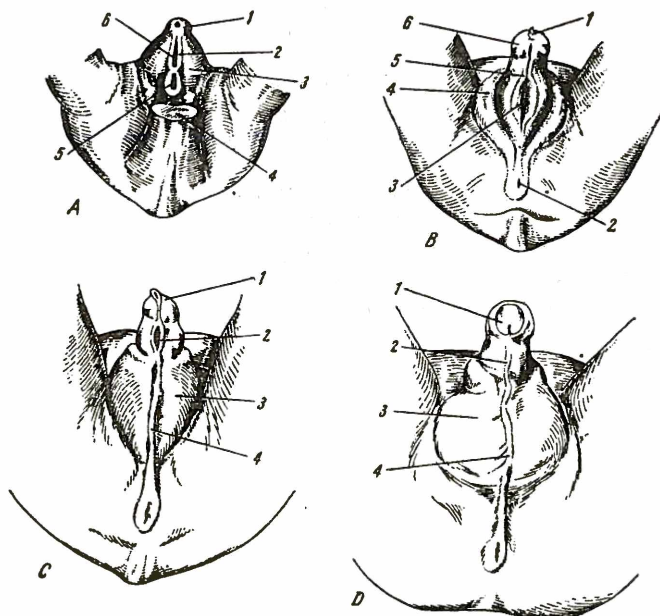
91 pav. Moteriškųjų išorinių lytinių organų vystymasis (B. Petenas)
A — 7 savaičių žmogaus embriono išoriniai lytiniai organai. Indiferentinė išorinių lytinių organų vystymosi stadija: *1* — genitalinis gumburėlis; *2* — genitalinės raukšlės; *3* — genitaliniai kranteliai; *4* — uodega (jos galas nupiautas); *5* — anus; *6* — sinus urogenitalis; *B* — dešimtos savaitės moteriškosios lyties embriono išoriniai lytiniai organai: *1* — epitelio iškyšulys clitoris viršūnėje; *2* — anus; *3* — sinus urogenitalis; *4* — genitaliniai kranteliai, sudarantieji didžiąsias lytines lūpas; *5* — genitalinės raukšlės, sudarančios mažąsias lytines lūpas; *6* — clitoris; *C* — 12 savaičių moteriškosios lyties embriono išoriniai lytiniai organai; *D* — moteriškosios lyties embriono išoriniai lytiniai organai nėštumo pabaigoje: *1* — clitoris; *2* — didžiosios lytinės lūpos; *3* — šlapimkanalio anga; *4* — mažosios lytinės lūpos; *5* — hymen; *6* — makšties anga

Išsivystę aplink genitalinį gumburėlį genitaliniai kranteliai ilgėja kaudaliai, apsupa iš šonų genitalines raukšles ir savo kaudaliniais galais pereina į tarpvietę.

Visa čia aukščiau išdėstyta išorinių lytinių organų vystymosi eiga abiejose lytyse eina vienodai. Todėl ši išorinių lytinių organų vystymosi stadija vadinama indiferentine.

Bet, užsibaigus šiai indiferentinei išorinių lytinių organų vystymosi stadijai, nuo antrojo žmogaus embrioninio vystymosi mėnesio pabaigos vyriškosios ir moteriškosios lyties individų minėtieji organai toliau vystosi jau skirtingai. Šis skirtumas pradeda aiškėti nuo ketvirtojo embrioninio vystymosi mėnesio.

Vystantis iš indiferentinės stadijos moters išoriniams lytiniams organams, genitalinis gumburėlis nustoja augęs ir sudaro clitoris (91 pav.). Genitalinės raukšlės sudaro mažąsias lytines lūpas (labia pudendi minora), kurios apsupa iš urogenitalinio ančio išsivysčiusį



92 pav. Vyriškųjų išorinių lytinių organų vystymasis (B. Petenas)

A — 7 savaičių žmogaus embriono išoriniai lvtiniai organai. Indiferentinė išorinių lytinių organų vvstymosi stadija: *1* — genitalinis gumburėlis; *2* — genitalinės raukšlės; *3* — genitaliniai kranteliai; *4* — uodega (jos galas nupiautas); *5* — anus; *6* — sinus urogenitalis; *B* — dešimtos savaitės vyriškosios lyties embriono išoriniai lytiniai organai: *1* — epitelio iškyšulys varpos viršūnėje; *2* — anus; *3* — šlapimkanalio plyšys; *4* — genitaliniai kranteliai; *5* — genitalinės raukšlės; *6* — varpa (penis); *C* — vyriškosios lyties embriono išoriniai lytiniai organai dvyliktosios savaitės pradžioje: *1* — varpa; *2* — dar ne visai užsidaręs šlapimkanalio plyšys; *3* — mašnelė; *4* — mašnelės siūlė; *D* — vyriškosios lyties embriono išoriniai lytiniai organai nėštumo pabaigoje: *1* — varpa; *2* — šlapimkanalio siūlė varpoje; *3* — mašnelė; *4* — mašnelės siūlė

makšties prieangį (vestibulum vaginae). Į makšties prieangį atskirai atsiveria šlapimkanalis ir makštis.

Makšties prieangio dugno epitelis išsivysto iš urogenitalinio ančio, taigi yra entoderminės kilmės. Mažųjų lytinių lūpų epitelis išsivysto iš genitalinių raukšlių, taigi jis yra ektoderminės kilmės.

Iš genitalinių krantelių išsivysto didžiosios lytinės lūpos (labia pudendi majora). Prieš gimimą jose susidaro riebalų ir dėl to naujagimės mergaitės didžiosios lytinės lūpos dengia mažąsias.

Vystantis iš indiferentinės stadijos vyro išoriniams lytiniams organams, iš genitalinio gumburėlio susidaro varpa (penis) su corpus spongiosum penis (92 pav.). Genitalinės raukšlės, suaugdamos ties vidurine linija apatiniame varpos paviršiuje, uždaro urogenitalinį plyšį. Tada iš urogenitalinio ančio išsivysto pars spongiosa urethrae, įeinanti į varpos sudėtį, ir corpus spongiosum urethrae.

Genitaliniai kranteliai artėja vienas prie kito, susijungia, ir iš jų išsivysto mašnelė (scrotum). Jų susijungimo vietoje lieka mašnelės siūlė (raphe scroti).

Praeputium penis išsivysto kaip varpos odos raukšlė. Nesusijungiant genitalinėms raukšlėms, apatiniame varpos paviršiuje lieka atviras šlapimkanalis. Toks vystymosi trūkumas vadinamas hypospadia.

Kartais nesusijungia ir genitalinės raukšlės, ir genitaliniai kranteliai. Jei tokiais atvejais dar lieka neišsivysčiusi ir varpa, tai vyriškieji išoriniai lytiniai organai būna panašūs į moteriškuosius. Toks vystymosi trūkumas vadinamas vyriškuoju išoriniu pseudohermafroditizmu (pseudohermaphroditismus masculinus externus).

LITERATŪRA

Vadovėliai

Abderhalden, E. Methodik der Entwicklungsmechanik, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Berlin-Wien, 1923.

Boenig, H. Leitfaden der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig, 1957.

Bonnet, R. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, Berlin, 1929.

Brogman, J. Die Entwicklungsgeschichte des Menschen vor der Geburt, München, 1927.

Champy, Ch. Manuel d' embryologie, Paris, 1927.

Clara, M. Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig, 1955.

Corning, M. K. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, München, 1925.

Fischel, A. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Berlin, 1929.

Frankenberger, Z. Embryologie, Praha, 1954.

Goerttler, K. Entwicklungsgeschichte des Menschen, Berlin, 1950.

Grosser, O. Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Berlin, 1959.

Hamilton, W. J. Human Embryology, Cambridge, 1945.

Hertwig, O. Die Elemente der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, Jena, 1920.

Keibel, F. und Mall, F. Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Menschen, Leipzig, 1910, 1911.

Keth, A. Human Embryology ant Morphology, London, 1949.

Mazanec, K. Blastogenesa člověka, Praha, 1953.

Stanek, J. Embryologia človéka, Bratislava, 1952.

Барт, Л. Г. Эмбриология, Москва, 1951.

Герке, П. Я. Общая эмбриология человека, Изд. Акад. Наук Латв. ССР, Рига, 1955.

Герке, П. Я. Частная эмбриология человека, Изд. Акад. Наук Латв. ССР, Рига, 1957.

Заварзин, А. А. Краткий курс эмбриологии человека и позвоночных животных, М., 1924.

Иванов, П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии, Л., 1945.

Кнорре, А. Г. Краткий очерк эмбриологии человека, М., 1959.

Пэттен, Б. М. Эмбриология человека, М., 1959.

Шмидт, Г. А. Эмбриология животных, ч. I, Изд. «Советская наука», 1951.

Шмидт, Г. А. Эмбриология животных, ч. II, Изд. «Советская наука», 1953.

Embriologijos istorija

Вольф, К. Ф. Теория зарождения, Изд. Акад. Наук СССР, 1950.
Догель, В. А. Корифеи русской эмбриологии, Ленинград, 1948.
Кнорре, А. Г. Сорок лет советской эмбриологии, Арх. анат., гист. и эмбр., 1958, № 2, 3—16.
Ковалевский, А. О. Избранные работы, Изд. Акад. Наук СССР, 1951.
Райков Б. Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина, Изд. Акад. Наук СССР, т. I — 1952, т. II — 1951.

Progenezė

Dantchakov, V. La cellule germinale, Paris, 1934.
Dantschakov, V. Keimzelle und Gonade, Berlin, 1936.
La Fonction spermatogenetique du testicule humain (Colloque, Paris, 1958), Paris, 1958.
Lašienė, J. Funkcinė naujagimio kiaušidžių morfologija, Kauno Valst. Med. Inst. darbai, VI t., 1958, 241—251.

Дорфман, В. А. Химическая эмбриология, Изд. Акад. Наук СССР, 1945.
Лысенко, Т. Д. Половой процесс. Агробиология, Сельхозгиз, 1946, 363—368.
Петров, Г. Н. Оплодотворение и первые стадии дробления яйца человека вне организма. Арх. анат., гист. и эмбр., 1958, № 1.
Ротшильд, Оплодотворение, И. Л. Москва, 1958.
Хватов, Б. П. Новые данные по оплодотворению человека, Арх. анат., гист. и эмбр., 1959, № 3, 42—43.

Blastogenezė

Borell, U., Fernstrom, I., Westman, A. Eine arteriographische Studie des Plazentarkreislaufes, Geburtsh. und Frauenheilk., 1958, Nr. 18, 1—9.
Hertig, A. F., Rock, J., Adams, E. C. A description of 34 human ova within the first 17 days of development, Amer. J. of. Anat., v. 98, 1956, Nr. 3, 435—493.
Hertig, A. F. A thirteen — day human ovum studied histochemically., Amer. J. Obstetr. Gynec., 1958, Nr. 5, 1025—1043.
La placenta humain, aspects morphologiques et fonctionels, Prefase du Gerard, P. Masson, Paris, 1958.
Nold, B. Über den fetalen Plazentarkreislauf, Morphologische Studien an normalen Plazenten verschiedener Schwangerschaftsdauer, Z. für Geburtsh. und Gynäkol., 1958, Nr. 2, 146—166.
Wolf, J. Resorbčni činnost epithelu vejcevodu z elektronove mikroskopickeho hlediska, Českoslov. morfol., 1960, Nr. 2, 164—176.

Белецкий, В. К. Морфология человеческих эмбрионов на разных стадиях развития, Тез. докл. V-го Всесоюзн. съезда анат., гист. и эмбр., Ленинград, 1948, 258.
Бехтина, В. Г. Ранние стадии дробления куриного зародыша, Арх. анат., гист. и эмбр., 1960, № 4, 77—85.
Викулов, А. В. Об амниохориальном пространстве плодного яйца, Киев, 1954.
Дворниченко, А. И. Зародыш человека при яичниковой беременности, Арх. анат., гист. и эмбр., 1959, № 6, 40—44.
Дворниченко, А. И. К патологии развития зародышей человека, Арх. анат., гист. и эмбр., 1960, № 4, 91—93.

Донских, Н. В. Новые данные о васкуляризации амнистической оболочки человека, Акушерство и гинекол., 1957, № 1, 93—94.
Жемкова, З. П. Гистологическое строение трофобласта гладкого хориона человека, Докл. Акад. Наук СССР, т. 113, 1957, № 5, 1140—1142.
Кнорре, А. Г. Гистологические особенности двухнедельного зародыша человека, Арх. анат., гист. и эмбр., 1956, № 2, 38—46.
Красовская, О. В. Морфологическое изменение трофобласта после имплантации эмбриона человека, Труды V-го Всесоюзн. съезда анат., гист. и эмбр., 1951, 712—713.
Слоним, А. Д. Стадии развития животного организма. Быков К. М., Владимиров Г. Е., Делов В. Е., Конради Г. П., Слоним А. Д. Учебник физиологии, 1954, 520—521.
Шахов, С. Д. Аномалии развития зародышей человека, Госмедиздат УССР, 1950.
Шахов, С. Д. Состояние проблемы раннего онтогенеза человека и материалы к ней, Труды V-го Всесоюзн. съезда анат., гист. и эмбр., 1951, 90—96.
Шмидт, Г. А. Онтогенетические источники мезенхимы и целомической мезодермы и их эволюция, Труды V-го Всесоюзн. съезда анат., гист. и эмбр., 1951, 86—90.

Organogenezė

Abraitis, B. Lęšio pasaitų išsivystymas, Medicina, 1938, Nr. 9.
Badtke, G. Die normale Entwicklung des menschlichen Auges, Leipzig, 1958.
Drescher, H. Reticulocyten und fetale Blutbildungsphasen, Kl. Wochenschrift, 1958, Nr. 13, 619—623.
Frankenberger, Z. Sur le modelage de la forma externe du corps de Wolff, Českosl. morfol., 1960, Nr. 2, 114—122.
Gray, D. J. The prenatal development of the skeleton ant joints of the human hand, Amer. Journ. of Anat., 1957, Nr. 2, 169—223.
Hert, J. Das Längenwachstum der Röhrenknochen beim Menschen. Das Aktivitätsverhältnis der Epiphysenknorpels, Anat. Anz., Bd. 107, 1959, H. 21/24, 399—413.
Jirasek, J. Vyvoj vaječniku člověka, Československ. morfol., 1959, Nr. 3, 222—235.
Kaminskaitė, D. ir Juozapaitė, A. Apie žmogaus blužnies vystymąsi, Kauno Valst. Med. Instituto studentų moksliniai darbai, Kaunas, 1957, 76—83.
Masevičius, J. Dvylikapirštės žarnos gleivinės gaurelių vystymasis žmogaus embrioninėse stadijose, Kauno Valst. Med. Inst. darbai, VII t., 1959, 127—138.
Matejka, M. Problem učasti Wolfovych vyvodu pri diferenciaci ženskeho pohlavi, Českoslov. morfol., 1959, Nr. 3, 307—315.
Rodeck, H. Zur Entwicklung des neurosekretorischen Zwischenhirnsystems, Anat. Anz., Bd. 103, 1957, Erganz. H., 131—139.
Slaby, O. O časném vývoji stropu a zevni steny nosniho pouzdra člověka, Českoslov. morfol., 1958, Nr. 2, 167—183.
Töndury, G. Entwicklungsmechanik des Herzens, Verh. deutch. Ges, Kreislauf-Forsch., 1957, Nr. 23, 177—188.

Аксельрод, А. А. Развитие лимфоэпителиального компонента кишечника у человека, труды Минского гос. мед. института, т. X, 1941.
Башинская, В. А. Гистогенез языка человека, Арх. анат., гист. и эмбр., 1956, № 3, 64—66.
Бут Н. И. Развитие межпозвоночных дисков в эмбриогенезе человека, Арх. анат., гист. и эмбр., 1959, № 3, 30—35.
Васильева, В. А. О развитии нервных элементов роговицы человека в эмбриогенезе, Арх. анат., гист. и эмбр., 1959, № 6, 20—27.
Васильева, В. А. Формирование нервного аппарата склеры человека в эмбриогенезе, Арх. анат., гист. и эмбр., 1960, № 6, 12—16.

Винников, Я. А. Сетчатка глаза позвоночных, Экспериментальное исследование развития и строения, 1947.
Виноградова, М. С., Лейтан, В. П. Некоторые особенности гистогенеза соединительной ткани кожи плода при дисфункции щитовидной железы матери, Тезисы докл. I-ой научн. конф. морф. респ. Средней Азии и Казахстана, 1960, 76—77.
Гладкий, А. П. Развитие мышечной ткани стенки тонкой кишки, Арх. анат., гист. и эмбр., 1960, № 4, 51—60.
Григорьева, Т. А. Роль иннервационных механизмов в поддерживании структурной целостности организма и адэкватной дифференцированности его частей, Тезисы докл. VI-го Всесоюзн. съезда анат., гист и эмбр., Киев, 1958, 24.
Гурова, Н. И. Развитие мышечной ткани и ее иннервального аппарата в дыхательной мускулатуре человека, Тезисы докл. I-ой науч. конф. морфол. респ. Средней Азии и Казахстана, 1960, 101—103.
Жеденов, В. Н. Развитие ушек сердца в онто- и филогенезе и их значение, Арх. анат., гист. и эмбр., 1960, № 6, 3—11.
Жинкин, Л. Н. Экспериментальное изучение развития спинного мозга, Арх. анат., гист. и эмбр., 1958, № 3, 101—114.
Заварзин, А. А. К вопросу о гистогенезе семявыносящих путей млекопитающих и человека, Докл. Акад. Наук СССР, т. 113, 1957, № 5, 1143—1146.
Касаткин, С. Н. О морфологических градиентах кишечника человека, Тезисы докл. XIII-ой науч. сессии Саратовского мед. института, 1948.
Колоколова, Е. П. Развитие тощей и подвздошной кишок в раннем эмбриональном периоде у человека, Тезисы докл. I-ой научн. конф. морфол. респ. Средней Азии и Казахстана, 1960, 159—161.
Космарская, Е. Н. Развитие коры 17 поля мозга эмбриона человека во второй половине внутриутробной жизни, Арх. анат., гист. и эмбр., 1958, № 2, 30—38.
Лозовский, Ю. М. Функциональная морфология желудка в норме и патологии, Изд. Акад. Наук СССР, Москва, 1948.
Мицкевич, М. С. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих, Изд. Акад. Наук СССР, 1957.
Назарова-Андреева, Т. А. Эмбриогенез и возрастная морфология чувствительного аппарата языка человека, Тезисы докл. науч. конф. Инст. мозга АМН СССР на тему «Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе», Москва, 1959.
Некоторые проблемы современной эмбриологии. Сборник статей (перевод), М., 1951.
Низимбетова, А. Н. Эмбриогенез кожи на различных участках тела человека, Тезисы докл. I-ой научн. конф. морфол. респ. Средней Азии и Казахстана, 1960, 205—207.
Отелин, А. А. Некоторые закономерности развития периферического конца кожного анализатора в онтогенезе человека, Тезисы докл. научн. конф. Инст. мозга АМН СССР на тему «Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе», Москва, 1959.
Попова-Латкина, Н. В. Развитие органов в эмбриональном периоде у человека, Авторефер. диссерт., Астрахань, 1956.
Попова-Латкина, Н. В. Новые материалы по развитию центральной нервной системы в эмбриональном периоде у человека, Тезисы докл. научн. конф. Инст. мозга АМН СССР на тему «Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе», Москва, 1959.
Попова-Латкина, Н. В. Развитие головного мозга и черепа в эмбриональном периоде у человека, Тезисы докл. I-ой научн. конф. морфол. респ. Средней Азии и Казахстана, 1960, 226—227.
Радостина, Т. Н. О некоторых закономерностях развития межмышечного нервного сплетения кишечника и его васкуляризации в период раннего онтогенеза человека, Тезисы докл. I-ой научн. конф. морфол. респ. Средней Азии и Казахстана, 1960, 237.

Смирнова, Т. А. Развитие органов илеоцекального угла у человека и млекопитающих животных, Канд. дисс., Астрахань, 1958.
Соскин, Я. М. и Бова, Э. А. К казуистике нарушений эмбриогенеза сердца, Арх. анат., гист. и эмбр., 1960, № 4, 97—98.
Студицкий, А. Н. Эндокринные корреляции зародышевого развития высших позвоночных, М., 1947.
Сухецкая, И. П. Развитие сетчатого вещества спинного мозга человека, Арх. анат., гист. и эмбр., 1957, № 3, 30—36.
Шулейкина, К. В. Сравнительная характеристика развитиая двигательных центров в шейных сегментах спинного мозга человека, Арх. анат., гист. и эмбр., 1959, № 5, 42—54.

TERMINŲ RODYKLĖ

TERMINI GENERALES

TURINYS

Абрайтис Блажеюс, Юргио
ЭМБРИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА
На литовском языке
Госполитнаучиздат Лит. ССР. 1962 г.

Redaktorius *A. Rimkūnas*
Techninis redaktorius *D. Gotleris*
Korektorė *G. Dominienė*

Leidinys Nr. 6721. Tiražas 3000 egz.
Duota rinkti 1962.IV.13.
Pasirašyta spausdinti 1962.IX.11. LV 10402.
Popier. 60×92/16=7,375 p. lp.— 14,75 sp. l. + 2 įkl.
18,26 apsk. leid. lanko. Kaina Rb 0,74.

Spaudė Valst. „Vaizdo“ sp. Vilniuje, Strazdelio 1.
Užsakymo Nr. 1251.

5—2